ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS „REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE"

ТОМ XV ВЫП. 3
BAND XV HEFT 3

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ · БИОМЕДГИЗ · МОСКВА · 1936

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
BEGRÜNDET VON AKAD. A. N. SEWERZOW

ТОМ XV
ВЫПУСК 3



УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
(БИОМЕДГИЗ)
МОСКВА—1936

Ответственная редакция: **А. М. Быховская и Л. Б. Левинсон**

Сдан в производство 10/VII 1936 г. Тех. редактор Е. Болдырева
Подписан к печати 16/IX 1936 г. Выпускающий М. В. Аксенфельд

Уполн. Главлита Б—28479. Биомедгиз № 331. 12 1/2 п. л. 18 авт. л.

Емк. л. 60 000 Заказ № 489 Тираж 1 925

15 тип. ОГИЗ треста „Полиграфкнига", М. Дмитровка, 18.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

О НЕКОТОРЫХ ОСНОВНЫХ ПРОБЛЕМАХ БИОЦЕНОЛОГИИ

Г. Ф. Гаузе

Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ

В последние годы имела место весьма плодотворная дискуссия об основных проблемах биоценологии. При этом было подвергнуто критике крайнее морфолого-статистическое направление в биоценологии и вместе с тем более четко сформулированы основные задачи этой науки, непосредственно вытекающие из потребностей практики. Основные задачи биоценологии сводятся к изучению законов, управляющих динамикой биоценозов, регулирующих их качественный и количественный состав, с тем чтобы на основе точных данных произвольно изменять состав биоценозов в желательном для нас направлении. Осушение болот, орошение засушливых территорий, обезвоживание одних водоемов и углубление других, освоение огромных пространств, акклиматизация новых полезных животных и растений, борьба с вредителями сельского хозяйства — вот те хозяйственные мероприятия, которые для достижения максимальной эффективности остро нуждаются в теоретических установках, даваемых экологией и биоценологией. В свою очередь они дают экологии и биоценологии богатейший фактический материал. Весьма интересную критику основных проблем и понятий биоценологии в свете этих задач можно найти в статьях Буковского (1935) и Сукачева (1931).

Наряду с наблюдениями над биоценозами в природных условиях крупная роль во вскрытии закономерностей, управляющих динамикой биоценозов, принадлежит экспериментальному методу, который по существу уже давно имел место в проявлениях хозяйственной деятельности человека и лишь в последние годы начинает применяться экспериментальной биоценологией. При этом мы получаем возможность делать весьма точные заключения о причинах превращений в биоценозах. Вместе с тем технические возможности экспериментального метода в биоценологии необыкновенно велики. Целью настоящего обзора является освещение той роли, которую экспериментальный метод может сыграть в деле установления некоторых основных закономерностей, управляющих динамикой биоценозов. Эти закономерности представляют большой теоретический интерес в связи с проблемами естественного отбора.

I

1. Существование сообществ живых организмов или биоценозов в природных условиях установлено очень давно. В настоящее время широким распространением пользуется следующее определение со-

общества, принадлежащее гидробиологу Мебиусу (1877): „Каждая устричная банка является до известной степени сообществом живых организмов, сочетанием видов и популяцией особей, которые находят здесь все необходимое для своего роста и размножения. В науке еще нет слова для обозначения такого сообщества живых существ, в котором виды и особи взаимно связаны друг с другом и отобраны под влиянием внешней обстановки. Я предлагаю термин биоценоз для такого сообщества".

Поворотным пунктом в истории биоценологии явилось появление многочисленных исследований геоботаников в конце прошлого и начале этого столетия, которые установили, что растительный покров земли распадается на естественные единицы-структуры или ассоциации. Установление этих единиц в дальнейшем привело к большей точности наблюдений и мышления.

Если значение биоценоза как единицы структуры живого покрова (включающей как растения, так и животных) не вызывает сомнений, то степень организованности этой единицы в настоящее время далеко не так ясна. Морфологические наблюдения над структурой биоценозов позволяют обнаружить ограниченность числа компонентов, входящих в состав биоценоза, которая связана с ограниченностью числа „экологических ниш", которые могут быть использованы различными видами без вытеснения одним другого, так как число видов, насыщающее местообитание, оказывается бо́льшим в более разнообразной обстановке. Биоценоз представляет собой комплекс организмов, приспособившихся друг к другу в процессе исторического развития, связанных друг с другом разнообразнейшими взаимоотношениями, которые являются прямым или косвенным следствием борьбы за существование и естественного отбора (Буковский, 1935). С этой точки зрения следует подойти и к проблеме организованности биоценоза.

Поскольку общим критерием организованности системы является наличие устойчивых отношений, поддерживаемых регулятивными процессами, то нам, очевидно, предстоит решить с помощью каких-то динамических методов применимость этого определения к биоценозу. Существуют ли здесь константные и поддерживаемые регуляцией признаки состава и структуры? Иными словами, могут ли некоторые сочетания организмов являться устойчивыми, а промежуточные между ними—нет, даже при наличии промежуточных условий? Эта проблема, очевидно, сможет быть быстрее всего разрешена, если мы воспользуемся экспериментальным методом.

Часто можно встретиться со сравнением организованности биоценоза с организованностью живого вещества. Однако такое сопоставление принципиально недопустимо. Организованность живого вещества, о которой, к сожалению, мы не имеем достаточно ясного представления, так как единицы, из которых оно построено, значительно меньше тех, которые нам раскрывают микроскоп и скалпель, несомненно качественно отлична от организованности биоценоза. Последнюю следует рассматривать как самостоятельную и чрезвычайно интересную проблему, которая в настоящий момент уже вполне созрела для анализа.

2. Рассмотрим кратко некоторые наблюдения в полевых условиях, которые касаются свойств биоценоза как единицы структуры. По мнению некоторых ботаников (Du-Rietz, 1921; 1930; Chouard, 1932) существует резкая пространственная ограниченность одного вида структуры от другого, которая связана с тем, что лишь некоторые комбинации организмов оказываются устойчивыми в борьбе за су-

ществование. Противоположного мнения придерживаются Раменский (1925) и Gleason (1926), отрицающие наличие такой резкой пространственной отграниченности биоценозов. Несомненно, что наличие резкой отграниченности не носит универсального характера и вместо абстрактной дискуссии здесь необходимо углубленное исследование частных случаев.

Для того чтобы объективно установить резкость отграниченности одной структуры от другой, обычно исследуют, насколько резко одна закономерность распределения в пространстве переходит в другую. Сущность характеристики пространственного распределения состоит в том, что мы определяем, насколько случайно (или, наоборот, неслучайно) распределены в пространстве компоненты биоценоза и насколько резко один статистический закон распределения, типичный для одной ассоциации, переходит в другой закон в новой ассоциации. По отношению ко многим компонентам имеются указания, что они не распылены в ассоциации по законам случайности, а группируются в виде скоплений или аггрегаций (Gray and Freloar, 1933, Allee, 1934). Тогда критерием однородности ассоциации может служить характер статистического распределения таких мозаичных комплексов или аггрегаций в биоценозе. Если биоценоз однороден, то аггрегации в свою очередь могут быть распределены в нем по законам случая.

Для исследования характера распределения компонентов в биоценозе весьма точный метод был разработан The Svedberg (1922). Мы можем разделить исследуемый участок на N площадок, подсчитать число особей, приходящихся на площадку (v_1), и установить среднюю величину или о б и л и е (v). Тогда, если особи (или вообще компоненты) распределены по законам случайности, статистическое исследование показывает, что квадрат среднего квадратического уклонения σ^2 (вариационного ряда, построенного из величин v), разделенный на квадрат обилия (v^2) и обозначаемый как о т н о с и т е л ь н а я к в а д р а т и ч е с к а я с р е д н я я ф л ю к т а ц и я $\overline{\delta^2}$, должен быть равен обратной величине обилия $\frac{1}{v}$:

$$\overline{\delta^2} = \frac{\sigma^2}{v^2} = \frac{1}{v}.$$

Обозначая $\frac{\sigma^2}{v^2}$ как $\overline{\delta^2}$ найденная, а $\frac{1}{v}$ как $\overline{\delta^2}$ вычисленная, можно сказать, что при рассеянии компонентов по статистическим законам $\overline{\delta^2}$ найденная: $\overline{\delta^2}$ вычисленная $= 1$. Это соотношение было названо The Svedberg к о э ф и ц и е н т о м д и с п е р с и и, причем всякое уклонение от случайного пространственного распределения компонентов влечет за собой уклонение величины коэфициента дисперсии от единицы. Так, например, если компоненты распределены кучками или аггрегациями, то процент площадок, несущих число компонентов, уклоняющееся от средней величины, будет бо́льшим, чем мы можем ожидать этого по статистическим законам нормального распределения; $\overline{\delta^2}$ найденная будет больше $\frac{1}{v}$ и коэфициент дисперсии будет б о л ь ш е единицы (сверхрассеяние, рис. 1). Если же компоненты чересчур равномерно распределены (например, стебельки мха при большой тесноте), то коэфициент дисперсии будет меньше единицы (недорассеяние). Мы уже отмечали, что такой же

метод может быть применен к анализу распределения не особей, а аггрегаций особей в биоценозе. Если аггрегации распределены по закону случайности, то это может служить критерием морфологической однородности структуры.

3. Важнейшим структурным свойством биоценоза, сложившимся в процессе его исторического развития, является наличие определенных соотношений между обильными видами и более редкими.

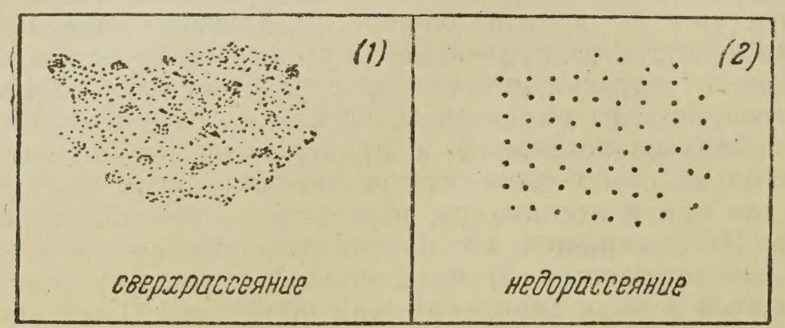


Рис. 1. Распределение организмов в пространстве: *1*—сверхрассеяние, *2*—недорассеяние

В связи с этим нам необходимо остановиться на некоторых биоценологических понятиях. Обилие вида характеризуется числом особей (или их биомассой, выраженной в единицах веса) на единице площади, а доминирование—процентом обилия данного вида от обилия всей популяции. Другим представлением является встречаемость или процент проб, в которых встретились особи данного вида по отношению ко всему числу исследованных проб. Если мы просмотрели 100 проб и нашли определенный вид в 25 из них, то встречаемость составит 25%. Встречаемость представляет собой сложную статистическую характеристику, которая зависит от обилия, величины пробной площадки и характера распределения организмов на площади. При большой величине пробного участка мы встретим на нем все организмы биоценоза, и встречаемость превратится просто в список видов. Наиболее важно представить себе связь между встречаемостью и обилием при постоянной величине пробного участка. Эта последняя будет зависеть от характера пространственного распределения организмов. В простейшем случае нормального рассеяния особей встречаемость будет являться показательной функцией обилия: $F\% = 100\ (1 - 1^{-v})\ \%$, где $F^0/_0$—встречаемость, а v—обилие.

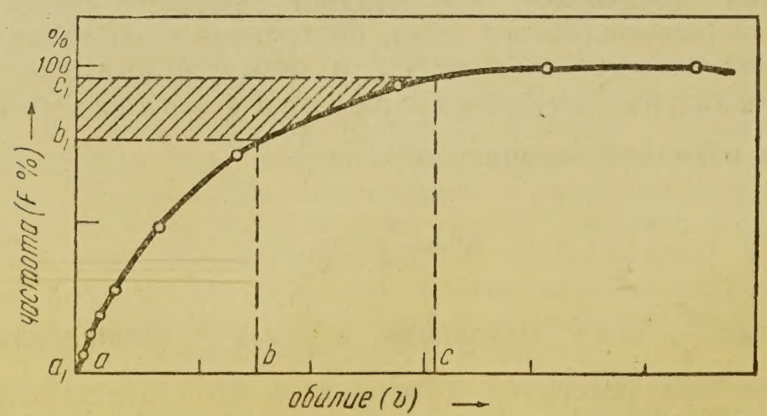


Рис. 2. Связь встречаемости с обилием у улитки, Vallonia pulchelea, по Беклемишеву, 1931

На рис. 2 изображена эта зависимость, часто находимая на практике. По мере возрастания обилия встречаемость постепенно приближается к 100% по типичной кривой насыщения.

Несмотря на большую сложность такой характеристики, как встречаемость, ею часто пользовались различные авторы при исследовании структуры ассоциаций. При некоторой средней величине пробной площадки (при которой встречаемость лишь наиболее обильных видов достигла 100%, а у других она еще весьма невелика), мы можем сгруппировать встречаемость, например в 5 классов: 1—20—40—60—80—100% и определить число видов, которое приходится на каждый класс. Такие кривые начал строить еще Jaccard (1902), причем в дальнейшем Raunkiaer установил здесь следующую закономерность (Raunkiaer, 1913, 1918; Kenoyer, 1927; Gleason, 1929): наибольшее число видов приходится на класс 1—20%, т. е. является редким. По мере повышения класса встречаемости число видов убывает и достигает минимума в IV классе (60—80%) и затем снова повышается в V классе (90—100%), давая второй максимум на наибольших частотах (рис. 3). Таким образом, из всей массы видов биоценоза удается выделить некоторую обособленную группу наиболее частых видов[1], которые Du-Rietz (1921) называет константами ассоциации (höchst frequente Arten по Braun-Blanquet, 1928). Величину пробной площадки, на которой эти виды достигают встречаемости 90—100%, он называет ареал-минимумом. Для „настоящей" ассоциации согласно Du-Rietz характерно то, что число константных видов (с встречаемостью 90—100%) оказывается значительно бóльшим, чем число видов на средних классах встречаемости; для искусственных „смешений видов", наоборот, характерно большое число видов на средних классах шкалы. Иными словами, в „настоящем" (или, очевидно, в „организованном") биоценозе преобладающая часть биомассы принадлежит нескольким частым или константным видам. Это является результатом того, что организованная ассоциация сложилась в результате длительного процесса борьбы за существование, в котором выжило лишь несколько наиболее удачно приспособленных к отдельным экологическим нишам видов, из которых и слагается основная биомасса ассоциации. В неорганизованном же биоценозе такая структура не имеет места. Таким образом, согласно Du-Rietz мы можем рассматривать структуру ассоциации как результат длительного процесса отбора. „Закон", устанавливаемый Du-Rietz, неоднократно подвергался заслуженной критике, так как чисто статистические расчеты, носящие к тому же несколько формальный характер, не в состоянии разрешить вопрос об организованности биоценоза.

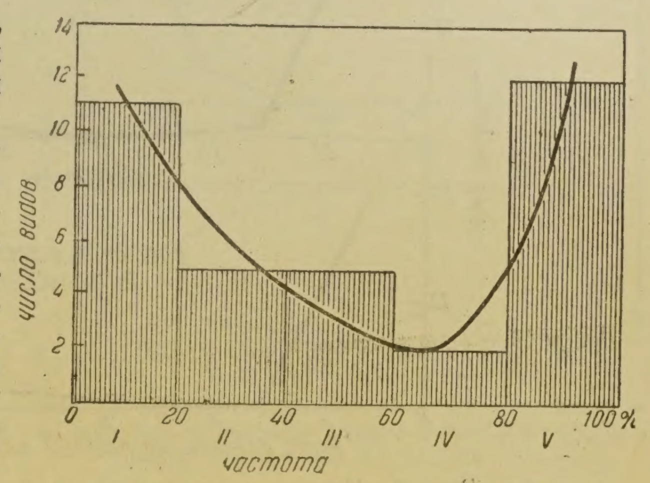


Рис. 3. Типичная кривая Raunkiaer для распределения видов по классам встречаемости. Ассоциация Empetrum по Du-Rietz, 1921

[1] Ниже мы убедимся в том, что средние классы встречаемости не равноценны классу наивысшей встречаемости и что эти вычисления в значительной степени носят формальный характер.

4. Мы вскоре убедимся, что наличие в биоценозе определенной структуры может означать, но может и не означать наличия организованности. О существовании этой последней можно судить лишь по динамическим, а не морфологическим свойствам. Однако мы должны еще остановиться на методических неудобствах исследования встречаемости.

Неоднократно указывалось (Gleason, 1929; Romell, 1930), что встречаемость представляет собой сложную статистическую характеристику, и в связи с этим причины скопления видов на максимальном (V) классе встречаемости нуждаются в специальном исследовании. Выражает ли это скопление существо самой структуры биоценоза— некоторое естественное вычленение группы константных видов—или же является статистическим артефактом? На возможность этого последнего указал Gleason (1929). Обратимся к рис. 2 и представим

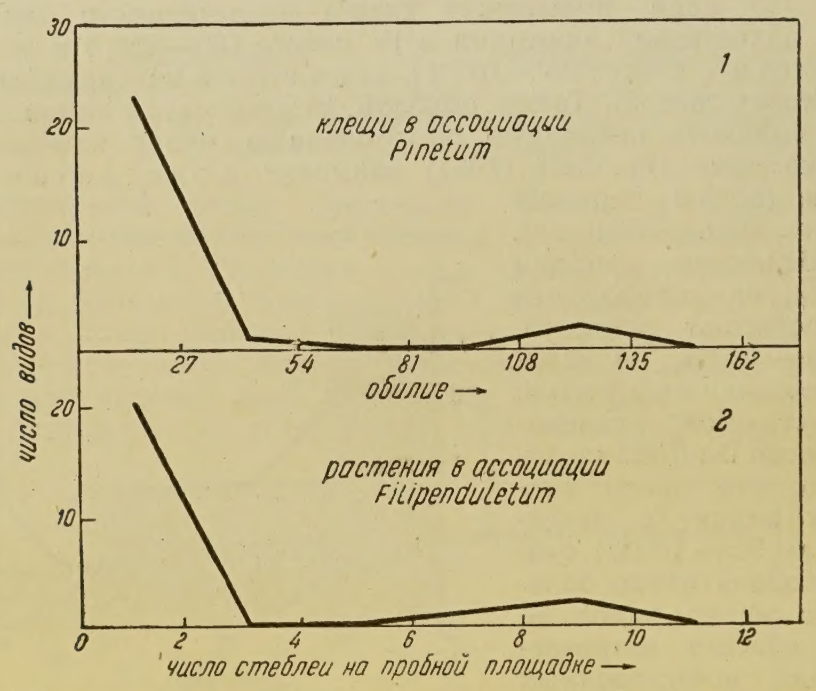


Рис 4. Кривые распределения видов по классам обилия: 1 — клещи в ассоциации Pinetum, по Беклемишеву, 1931; 2 — ассоциация Filipenduletum, по Беклемишеву и Игошиной 1928

себе, что на определенный класс обилия ab приходится 10 видов и на такой же класс bc также 10 видов. Учитывая связь обилия с встречаемостью, нетрудно видеть, что первые 10 видов распределятся на большом отрезке шкалы встречаемости a_1b_1, а вторые 10 видов сконцентрируются на очень маленьком участке b_1c_1. Таким образом, благодаря экспоненциальной связи обилия с встречаемостью наиболее многочисленные виды, широко распределенные по шкалам обилия, могут искусственно сгруппироваться на очень узком отрезке шкалы встречаемости. К большой статистической объемистости последнего класса встречаемости сводятся и соображения Romell (1930), рассуждения которого, впрочем, носят слишком искусственный характер. Если мы присоединим сюда влияние на встречаемость величины пробной площадки и характера распределения организмов в пространстве, то легко согласимся со следующим: для объективной характеристики структуры биоценоза мы должны использовать какую-то более простую величину, чем встречаемость.

Для этой цели проще всего взять обилие организмов. Действительно, часто оказывается, что константные виды вместе с тем являются доминантами, т. е. преобладают в отношении обилия (Кац, 1930). Du-Rietz (1930) прямо вводит в определение фитоценоза наличие константных доминант в каждом слое растительности, обеспечивающих гомогенный видовой состав. Однако представляет интерес рассмотреть на фактическом материале, насколько естественно выделяется в структуре биоценоза группа наиболее обильных или доминантных видов. Мы можем исследовать связь между классом обилия и числом видов, которые приходятся на этот класс. Часто считают (Gleason, 1929), что эта связь носит простой статистический характер—чем больше класс обилия, тем меньшее число видов приходится на этот класс и никакое естественное вычленение группы обильных видов не имеет места. Однако нетрудно убедиться, что иногда дело обстоит не так. На рис. 4 приведены построенные нами кривые на основании данных Беклемишева и его сотрудников (1931).

Кривая (1) показывает распределение 26 видов клещей по классам обилия в лишайниковом ярусе Pinetum, а кривая (2)—распределение 23 видов растений по обилию в ассоциации Filipendulltum. В обоих случаях совершенно ясно выступает резкая обособленность двух типов видов—обильных и редких. Все население резко разделяется на две группы: видов численно доминантных и недоминантных, представленных малым числом особей. Мы, следовательно, приходим здесь к тому представлению о структуре, которое было развито Du-Rietz при исследовании встречаемости; основная биомасса биоценоза принадлежит нескольким доминантным видам.

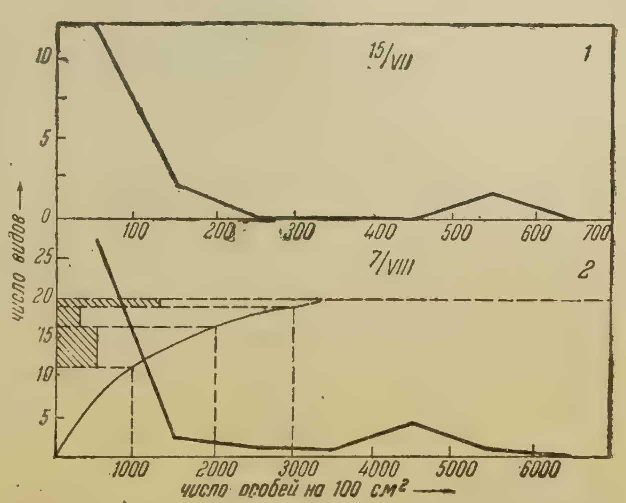


Рис. 5. Кривые распределения видов по классам обилия при обрастании стекол в прибрежной зоне озера (по данным Дуплакова, 1933)

5. Один интересный пример из области гидробиологии показывает, что специфическая структура может иметь место как в организованных, так и неорганизованных биоценозах. Так, Дуплаков (1933), пользуясь методикой Hentschel (1916), исследовал процесс заселения опускаемых в воду стекол летом в прибрежной зоне озера. Через три дня после начала опыта (15.VII) имел место типичный незрелый (нестабилизированный) биоценоз, в котором резко выделялась группа доминантных видов. На основании данных Дуплакова нами были построены кривые, приведенные на рис. 5. Доминанты незрелого биоценоза являлись просто видами, в обилии представленными в окружающей среде, попадающими на стекло и быстро растущими. Биоценоз был лишен элементарных черт организованности—регуляции. Он быстро менялся, но в дальнейшем несколько стабилизировался в отношении качественного состава. Для такого созревшего биоценоза (7.VIII) также можно отметить группу доминантов, но состоящую уже совершенно из других видов—из тех, которые оказались наилучше приспособленными к отдельным эколо-

тическим нишам биоценоза[1]. Повидимому, при работе с наземной растительностью „структуру“ в нестабилизированных биоценозах наблюдать труднее, так как здесь процесс заселения является менее равномерным, чем в озере. В связи с этим ботаники пользуются еще одним структурным методом для опознания стабилизированных биоценозов (Chouard, 1932). Для последних характерно наличие резко выраженного типа в числе видов на единицу площади—изменчивость числа видов на пробной площадке представляет собой нормальную кривую изменчивости. В случае нестабилизированных биоценозов, благодаря неравномерности расселения, нет резко выраженного типичного числа видов, справедливого для всей территории. Кривая изменчивости числа видов на пробной площадке имеет в этом случае несколько вершин. Однако в случае заселения стекла в озере заселение является равномерным и несозревший биоценоз также имеет „тип“. Таким образом, наличие определенной структуры часто, но не всегда указывает на стабилизированность системы.

Мы ясно видим необходимость объединения морфологических представлений с динамическими, так как понять структуру и выяснить степень ее „организованности“ мы можем, только исходя из кинетики. О таком синтезе начинают говорить и ботаники, которые вводят в определение фитоценоза наряду с морфологическим признаком—структурой—и динамический—стабильность (Du-Rietz, 1930). Этот синтез и будет составлять содержание следующего раздела нашего обзора.

6. Обращаясь к тем общим соображениям, которые высказывались в полевой биологии по поводу структуры стабилизированных систем, мы должны отметить прежде всего представление Clements (1916), которое касается самого процесса стабилизации. Наблюдения над наземной растительностью привели его к идее о постепенном развитии относительно более устойчивого типа биоценоза или климакса, который благодаря своей относительной устойчивости не допускает вторжения новых видов, в то время как неустойчивые промежуточные биоценоза допускают таковое. Структура стабилизированной системы связана, очевидно, с тем, что несколько наилучше приспособленных видов заняли основные экологические ниши. Эта группа доминантов будет состоять из тем большего числа видов, чем больше число различных ниш, чем больше „экологически специализирована“ ассоциация, (Du-Rietz, 1921; Lundbeck, 1926). Поэтому в более однородной обстановке число доминантов падает (Frey, 1927). Мы можем во всяком случае с уверенностью сказать, что в основе структуры биоценоза лежит „нишная“ структура. Что касается группы малочисленных видов, то она представляет собой весьма пеструю смесь. Сюда входят как иммигранты, попадающие с соседних местообитаний, так и особи, находящие пригодные условия существования на участках, вкрапленных между базальными нишами. Тот факт, что группа обильных видов в большинстве случаев естественно отчленена от группы редких, является доказательством отсутствия переходов между объемами основных ниш и объемами вкрапленных участков. Если биоценоз многослоен, то эта закономерность выступает особенно отчетливо на отдельных слоях или синузиях (Du-Rietz, 1930), так как здесь структурная закономерность не так затемняется статистической изменчивостью базальных ниш.

---

[1] На рис. 5 показано, как при распределении по классам встречаемости эти доминанты дают вершину на наибольших классах (пунктирная диаграмма).

Резюмируя, можно отметить, что биоценозы обладают определенной структурой, степень организованности которой должна быть исследована экспериментально. Полевые наблюдения ставят перед нами следующую проблему: как при непрерывном изменении факторов среды от одних значений к другим могут возникнуть прерывистые устойчивые структуры, состав которых поддерживается благодаря регуляции?

II

1. Рассмотрение принципов организованности проще всего начать с того, что существуют биоценозы двух типов—нестабилизированные и „зрелые“ или относительно стабилизированные. Процесс развития, приводящий к относительной стабилизации, особенно отчетливо удается наблюдать при „обрастании“ микроорганизмами помещаемых в пресноводные водоемы стеклянных пластинок. Недавние наблюдения Ивлева (1933) показывают, что процесс развития такого биоценоза довольно закономерно распадается на два периода—н а к о п л е н и е, когда происходит одновременный рост всех основных компонентов биоценоза, и затем р е к о н с т р у к ц и я, когда под влиянием целого ряда биоценетических взаимоотношений часть компонентов подавляется и они начинают количественно убывать, другие же, наоборот, еще более обильно развиваются (рис. 6). Однако в пресноводном водоеме наших широт окончательная стабилизация системы н и к о г д а н е д о с т и г а е т с я. Достигнув известной устойчивости, она все время продолжает изменяться под влиянием меняющихся от месяца к месяцу факторов внешней среды и, наконец, почти полностью отмирает в зимний период.

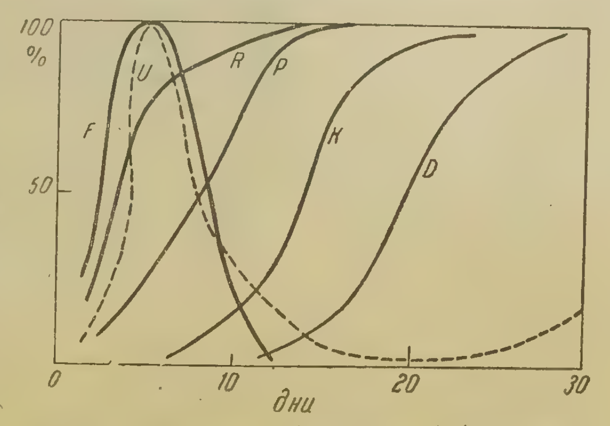


Рис. 6. Развитие биоценоза (обрастания стекла в Москве-реке), по Ивлеву, 1933: F—сидячие Flagellata, U—сидячие Protozoa, R — подвижные Rotatoria, P — подвижные Protozoa, K—сидячие Rotatoria, D—Diatomaceae

Недавно Дуплаков (1933), о котором мы уже упоминали, произвел очень детальное исследование процесса обрастания стекол в Глубоком озере (близ Москвы), и в качестве иллюстрации мы приведем его некоторые результаты.

Табл. 1 показывает, что число видов в биоценозе—обрастании—непрерывно увеличивается после погружения стекла в воду и достигает известной устойчивости к 9-му дню (43 вида). Это число сохраняется стабильным до 42-го дня, причем небольшие изменения происходят лишь за счет случайных иммигрантов, представленных ничтожным числом особей. Некоторые первые поселенцы вскоре исчезают, однако с 9-го по 42-й день качественный состав биоценоза сохраняется почти строго постоянным. Таким образом, мы имеем здесь подтверждение соображения Elton (1933) о постоянстве числа видов в биоценозе, основанном на макрокомпонентах.

На рис. 7 изображены некоторые типичные кривые для отдельных компонентов обрастания. Уже через 24 часа после погружения

стекол в воду на них можно найти сувоек, Vorticella. Число их очень быстро возрастает и достигает максимума через 12 суток. Вслед за этим число сувоек сильно понижается под влиянием разрастающихся нитчатых водорослей—Oedogonium и Spirogyra, которые интенсивно растут на свету (в темноте же они не в состоянии нарушить животного характера биоценоза). Вытеснение из биоценоза сувоек нитчатками можно объяснить тем, что нитчатки в случае

Таблица 1

	Дни после начала опыта						
	1	3	5	7	9	26	42
Число видов	13 (5 из них исчезает к 9-му дню)	20	33	33	43	47	42

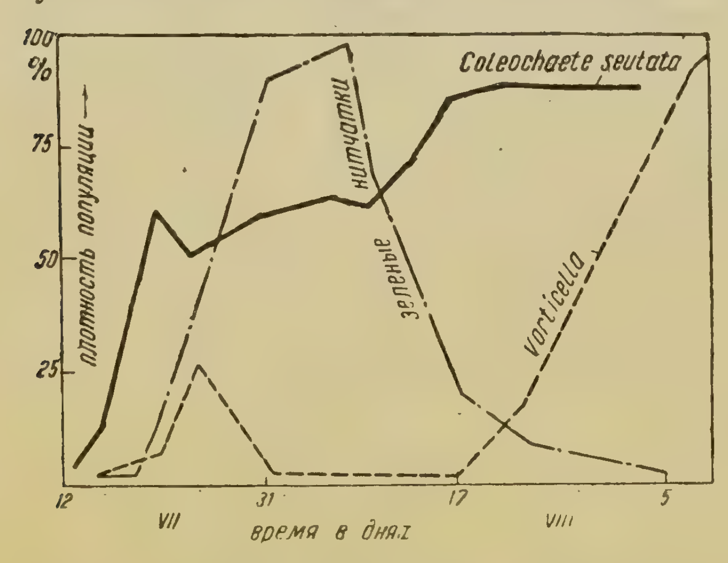


Рис. 7. Типичные кривые обрастания стекол в прибрежной зоне озера, по Дуплакову, 1933

обильного развития мешают питанию сувоек. Действительно, Vorticella по способу питания относятся к „седиментаторам" и для поглощения взвешенных в воде частичек пищевых веществ нуждаются в свободной циркуляции воды вокруг себя. Этой циркуляции мешают образующиеся хлопья нитчаток. К осени отмирают закончившие цикл развития нитчатки и снова развиваются Vorticella.

Особенно интересны кривые развития пластинчатых зеленых водорослей — Coleochaete и Stigeoclonium. На рис. 7 нанесена кривая роста числа особей Coleochaete scutata. Вскоре после начала опыта на стекло оседают многочисленные проростки, из которых начинают разрастаться небольшие пластинки. Затем рост числа пластинок прекращается из-за недостатка места — более крупные пластинки сталкивают или закрывают молодые осевшие проростки. Зарастание пластинок нитчатками также отражается на них неблагоприятно. Однако, в момент сильного отмирания нитчаток под влиянием сезонных причин, а также отмирания другого вида (Coleochaete soluta) C. scutata скачкообразно возрастает, занимая освобождающееся место, а в дальнейшем снова сохраняется на определенном уровне.

Можно, таким образом, с уверенностью сказать, что биоценоз претерпевает закономерное развитие и достигает известного относительно

устойчивого состояния, которое, впрочем, сильно нарушается сезонными изменениями в озере. Главнейшими факторами развития являются биоценетические взаимоотношения между организмами—конкуренция, уничтожение одних другими и симбиоз, и если бы не было сезонных изменений, то они являлись бы единственными факторами развития. Тип внешней среды определяет относительные преимущества одних компонентов перед другими и, следовательно, самый тип развития; однако осуществляется этот тип исключительно с помощью биоценетических сил (только в случае постоянства условий). В сообществах крупных наземных растений сезонные изменения играют не такую большую роль, и поэтому здесь особенно отчетливо удается наблюдать относительную устойчивость конечного состояния или клаймакса (см., например, Phillips, 1934). Впрочем, эту устойчивость не следует переоценивать, как это делает иногда Clements. Только с таким состоянием связывается обычно представление об организованности и регуляциях, которые возникают, следовательно, как результат процесса закономерного развития.

2. Если организованность биоценоза является результатом процесса развития, то мы, очевидно, должны выяснить факторы, управляющие динамикой развития, которые и укажут на относительно устойчивые состояния биоценоза и дадут исчерпывающее разъяснение о регуляции этих устойчивых состояний. Эта задача в настоящее время полностью выполнима, причем опыты, постоянные в константных лабораторных условиях, могут легко проверить правильность теоретических заключений. Мы можем вместе с тем исследовать влияние внешних факторов на устойчивое состояние системы — насколько неадекватно меняются свойства системы или, иными словами, почему при промежуточных условиях невозможны промежуточные сочетания организмов; насколько скачкообразно меняются свойства системы при определенных пороговых значениях фактора и т. д.

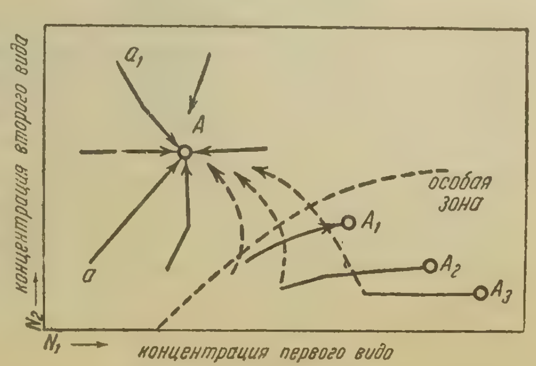


Рис. 8. Кривые взаимодействия между двумя видами, принадлежащими к различным экологическим нишам. Пунктирные линии указывают движение кривых в отсутствие особой зоны

Мы не будем сейчас останавливаться на всех технических деталях этих исследований, отсылая интересующихся к работам Гаузе (1934, 1935) и статье Гаузе и Витта (1935), и рассмотрим лишь вкратце основные принципы. Динамика развития биоценоза, являющаяся результатом процесса взаимодействия между видами, может привести (например в простейшем случае двух компонентов) или (1) к полному вытеснению одного компонента другим, или (2) к стабилизации, т. е. установлению устойчивого сочетания между обоими компонентами. Теория и опыт показывают, что полное вытеснение менее приспособленного вида более приспособленным может иметь место лишь в случае видов одинаковой экологической ниши на всех возрастах и у обоих полов. Стабилизация, которая нас особенно интересует в связи с проблемой организованности биоценоза, может иметь место в том случае, когда каждому из видов доступна своя собственная ниша, в которой он обладает большим преимуществом („двунишная стабилизация“), или в случае взаимной (или односторонней) помощи видов друг другу („симбиотическая стабили-

зация"). Если мы напишем уравнение взаимодействия между видами для такого случая, основанное на конкретном исследовании динамики роста популяции, то получим следующий ответ: процесс взаимодействия между первым видом (N_1) и вторым (N_2) приведет к устойчивой смешанной популяции. Лучше всего это можно изобразить на графике, откладывая N_1 по абсциссам, а N_2 по ординатам (рис. 8). Эта устойчивая популяция (А) будет представлять собой „узел". Иными словами, все кривые взаимодействия между видами будут сходиться в этой точке. Если мы начнем с небольших концентраций обоих видов (а), то они возрастут, пока не достигнут „устойчивых" величин (А). Если мы теперь искусственно нарушим устойчивое сочетание и внесем N_2 больше, чем следует, а N_1 меньше, чем следует для устойчивого сочетания (a_1), то у нас автоматически восстановится „устойчивое" сочетание А. Таким образом, регуляция типа (устойчивого сочетания) может явиться результатом процесса взаимодействия между видами.

Подобные теоретические соображения полностью подтверждаются при экспериментальной работе. Устойчивое сочетание и его регуляцию удается наблюдать на смешанной популяции двух инфузорий, одна из которых — Paramaecium aurelia — более эффективно использует бактериальные компоненты корма в верхних слоях жидкости, а другая — Paramaecium bursaria — дрожжевые компоненты, оседающие на дно, хотя обе они могут жить на всей территории микрокосмоса. Вместе с тем экспериментальная работа дает указания на известные ограничения в регуляции типичного сочетания двух видов. Оно возможно не из всех точек на плоскости N_1 N_2. Если мы выведем его в „особую зону" (рис. 8), где проявляется новый фактор, не сказывавшийся раньше (особая чувствительность N_2 к продуктам метаболизма N_1 и N_2), то „устойчивое" сочетание А не сможет восстановиться, и мы получаем A_1, A_2, A_3 и т. д. При этом нетрудно показать какое изменение претерпевают здесь уравнения взаимодействия между видами (Гаузе и Витт, 1935). Факты такого рода в общем хорошо знакомы биоценологам. Например, при обрастании стекол приходится наблюдать, что некоторые формы легко входят в „молодой биоценоз" и занимают в нем соответствующее место (N_2 легко входит, когда мало N_1), но почти не могут войти в „старый биоценоз" (много N_1), как отмечает, например, Карзинкин (1936). С этим можно сопоставить также факты неполной регенерации клаймаксов в растительных сообществах (Ильинский и Позельская, 1929) — некоторые виды обычно не могут вновь захватить принадлежавшее им прежде место. Таким образом, можно лишь говорить о регуляции в известных пределах и последнюю вообще не следует переоценивать.

3. Мы можем заключить, что первую черту организованности биоценоза — регуляцию (в некоторых пределах) — известное сочетание видов удается наблюдать в опыте на элементах биоценоза и, сформулировав взаимодействие между видами на языке факторов, управляющих ростом популяции, дать ей совершенно ясное количественное разъяснение.

Смысл регуляции в случае двух видов различных экологических ниш состоит в том, что они определенным образом оттесняют друг друга в зоны максимальной эффективности и всякое нарушение такого устойчивого оттеснения автоматически, вследствие процесса конкуренции, приводит к восстановлению устойчивого оттеснения. Такой автоматизм имеет место и в случае симбиоза, когда при определенном соотношении между концентрациями видов для них создаются наибольшие преимущества (Гаузе и Витт, 1935). Что касается второй черты биоценоза как организованной единицы, то она яснее всего

вскрывается при анализе влияния внешнего фактора на биоценоз. Многие авторы указывали на тот факт, что при непрерывном изменении внешних факторов типы устойчивых сочетаний организмов скачкообразно переходят от одних к другим или, иными словами, что при промежуточных условиях невозможны промежуточные сочетания организмов. Оказывается, что этот важный принцип может быть продемонстрирован теоретически и экспериментально на сравнительно простых элементах биоценоза.

Идея теоретической демонстрации представляет собой развитие представлений о смене устойчивости системы. Если мы представим себе, что определенная биологическая система находится под влиянием, например, температурного градиента, который постоянно меняет соотношения между преимуществами видов друг над другом, то расчет показывает, что в определенные моменты система будет претерпевать качественные изменения. Один тип устойчивого сочетания будет сменяться другим типом устойчивого сочетания. Технические подробности таких расчетов могут быть найдены у Гаузе и Вита (1935); здесь же мы только отметим, что такие переформирования типа вследствие выпадения компонентов являются результатом чисто биоценетических причин — компоненты после определенного момента не могут больше удерживаться в конкуренции, но продолжают существовать в чистых популяциях. Однако по мере приближения к сложной природной обстановке нам приходится считаться с двумя факторами переформирования типов: (1) биоценетическими и (2) физиологическими, т. е. выпадением компонентов при переходе их физиологических порогов имеющем место как в чистых, так и в смешанных популяциях. Эти две группы факторов почти всегда тесно переплетаются друг с другом, и дальнейшее обсуждение нам лучше всего перенести на почву конкретных экспериментальных исследований.

4. Мы сейчас изложим вкратце результаты некоторых своих опытов с искусственными биоценозами простейших с целью иллюстрации тех возможностей, которыми здесь обладает экспериментальный метод. В этих опытах было изучено влияние постепенного изменения фактора внешней среды (концентрации водородных ионов — pH) на формирование биоценоза с целью ответа на следующие два вопроса: 1. Каковы структурные отличия между нестабилизированными и стабилизированными биоценозами? 2. Насколько резко отчленен один тип биоценоза от другого при постепенном изменении внешнего фактора?

Опыты были поставлены в центрифужных пробирках с 5 см^3 жидкости следующего состава: 1 л бидестиллированной воды, 40 мг CaO (растворять в кипятке), пропускать CO_2 до растворения и добавить $MgSO_4$ (5%) — 0,5 см^3, $Ca(NO_3)_2$ (1%) — 0,5 см^3 и K_2HPO_4 (1%) — 0,5 см^3 и $FeSO_4$ 2 мг на литр. Эта среда оказывается благоприятной для большинства простейших и ее pH близко к 7,9. Для постепенного подкисления был взят m/20 KH_2PO_4, с помощью которого в отдельных культурах были установлены следующие pH: 7,6; 7,3; 7,0; 6,6; 6,3. Опыты ставились в термостате при 24,5° с искусственным освещением по Гартману (300 ватт). Ежедневно производилось центрифугирование и смена среды, а также подсчет числа особей в 0,5 см^3. После подсчета простейшие возвращались в культуру и, таким образом, разреживание не имело места. Кормом служили три вида микроорганизмов, которые снимались платиновой петлей с твердой среды и взбалтывались в солевом растворе (на 30 см^3 1 петля Saccharomyces exiguus, 0,5 петли Bacillus proteus и 0,5 петли B. pyocyaneus).

Таблица 2. Рост числа особей в искусственных биоценозах при различных pH

Дни	pH	Paramaecium caudatum 0,5 см³	P. aurelia 0,5 см³	P. bursaria 0,5 см³	Stilonychia pustulata 0,5 см³	Pleurotricha grandis 0,5 см³	Holosticha sp. 0,5 см³	Halteria grandinella 0,5 см³	Chilodon cucullulus 0,01 см³	Bodo sp. 0,01 см³	Дни	pH	Paramaecium caudatum 0,5 см³	P. aurelia 0,5 см³	P. bursaria 0,5 см³	Stilonychia pustulata 0,5 см³	Pleurotricha grandis 0,5 см³	Holosticha sp. 0,5 см³	Halteria grandinella 0,5 см³	Chilodon cucullulus 0,01 см³	Bodo sp. 0,01 см³
0	7,9	6	6	6	5	3	2	3	3	10	9	7,9	—	6	5	—	4	36	290	—	10
	7,6	6	6	6	5	3	2	3	3	10		7,6	—	3	15	1	24		140	—	60
	7,3	6	6	6	5	3	2	3	3	10		7,3	—	5	19	4	8		140	—	40
	7,0	6	6	6	5	3	2	3	3	10		7,0	—	20	8	2	11		140	0,5	5
	6,6	6	6	6	5	3	2	3	3	10		6,6	1	7	10	1	8		180	1	7
	6,3	6	6	6	5	3	2	3	3	10		6,3	3	14	27	4	5		80	—	60
1	7,9	1	—	—	—	2	1	1	—	—	10	7,9	—	8	4	4	3	88	230	—	22
	7,6	4	3	—	1	—	—	2	—	—		7,6	—	3	31	1	20		230	1	3
	7,3	1	1	—	—	—	—	—	—	—		7,3	1	9	38	7	10		300	—	4
	7,0	—	1	1	1	—	1	1	—	—		7,0	—	10	32	1	8		144	1	8
	6,6	1	4	—	1	—	—	1	—	—		6,5	1	5	26	4	8		240	—	8
	6,3	3	—	—	—	—	—	2	—	—		6,3	2	10	30	3	3		60	—	11
2	7,9	1	1	1	1	1	—	10	—	—	2	7,9	—	10	2	2	6	88	300	—	6
	7,6	1	1	—	—	3	1	7	—	—		7,6	3	8	36	1	10		320	—	6
	7,3	2	2	—	—	2	—	6	—	—		7,3	2	8	40	3	8		230	—	4
	7,0	1	5	1	—	5	—	8	—	—		7,0	1	7	40	3	4		140	1	3
	6,6	3	—	—	—	4	—	12	—	—		6,6	1	12	37	7	7		230	—	9
	6,3	1	5	2	—	—	1	3	—	—		9,3	3	16	47	6	5		44	—	12

4	7,9	—	3	—	1	7	—	37	—	47		7,9	—	8	4	13	—	120	370	1	4
	7,6	1	2	2	—	15	—	7	—	120		7,6	1	4	70	3	8		120	—	3
	7,3	3	1	1	—	14	—	21	—	40		7,3	—	12	58	3	6		110	—	3
	7,0	1	3	5	—	15	—	40	—	24	14	7,0	3	10	37	2	12		120	1	4
	6,6	1	5	7	—	10	—	68	—	40		6,6	1	6	37	2	16		125	—	18
	6,3	7	2	14	—	2	—	24	—	62		6,3	2	14	52	12	4		44	—	8
6	7,9	—	4	1	1	9	5	50	—	22		7,9	—	5	1	8	4	240	350	1	8
	7,6	1	2	2	—	22	—	30	—	12		7,6	—	3	58	5	8		80	—	4
	7,3	2	6	8	1	24	—	34	—	16		7,3	—	16	70	4	8		100	—	6
	7,0	1	9	11	2	15	—	46	—	12	15	7,0	2	3	70	2	4		110	—	8
	6,6	1	4	13	2	6	—	80	—	10		6,6	—	8	62	3	10		100	—	16
	6,3	1	10	16	2	4	—	24	—	8		6,3	3	12	66	4	—		88	—	5
7	7,9	1	6	3	—	22	5	100	0,5	24		7,9	—	2	2	8	8	220	260	—	9
	7,6	2	2	8	—	26	—	55	—	22		7,6	—	10	80	3	13		60	—	5
	7,3	1	4	16	1	24	—	90	—	8		7,3	—	13	68	5	8		88	—	6
	7,0	1	7	10	1	9	—	60	—	5		7,0	—	4	75	2	14		84	—	12
	6,6	2	5	8	3	11	—	95	—	5	16	6,6	—	8	70	3	10		105	—	12
	6,3	4	9	19	4	3	—	40	—	6		6,3	2	12	90	5	4		102	—	6
8	7,9	—	2	1	—	9	11	240	—	26		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	7,6	—	—	14	1	30	—	230	—	44		—	—	—	—	—	—		—	—	—
	7,3	2	3	25	6	8	—	140	—	16		—	—	—	—	—	—		—	—	—
	7,0	—	3	10	1	10	—	120	—	6		—	—	—	—	—	—		—	—	—
	6,6	3	7	11	3	7	—	150	—	30		—	—	—	—	—	—		—	—	—
	6,3	1	8	24	·	2	—	90	—	10		—	—	—	—	—	—		—	—	—

На рис. 9 изображены пищевые зависимости в нашем биоценозе состоящем из 9 видов простейших. За прототип этого биоценоза были взяты ассоциации, находимые и в природе, причем они были несколько упрощены за счет сокращения числа компонентов и создано важное условие: пищевой и физико-химический режимы поддерживались на определенном уровне. Средние абсолютные результаты опытов приведены на табл. 2, показывающей рост числа особей в различных условиях.

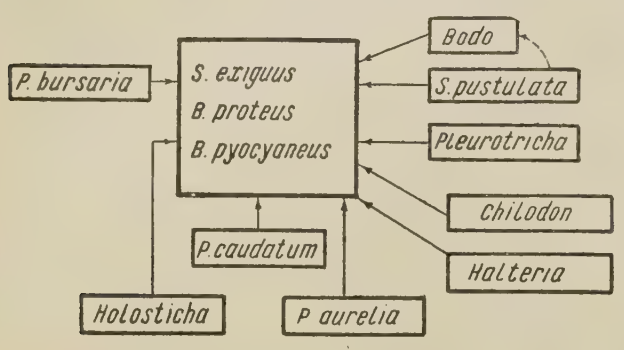


Рис. 9. Схема строения экспериментального биоценоза

Рассматривая табл. 2, мы прежде всего убедимся в том, что у молодых несозревших биоценозов (4-й и 6-й день) нет распадения на обособленные типы при постепенном изменении pH и отличия в типах также являются постепенными. Иллюстрацией этого является рис. 10, показывающий, что на 6-й день плотность P. bursaria и Halteria не образует обособленных типов на шкале pH и никакие резкие отличия между „бесфосфатными“ и „фосфатными“ культурами не имеют места. Совершенно другая картина наблюдается в созревших биоценозах

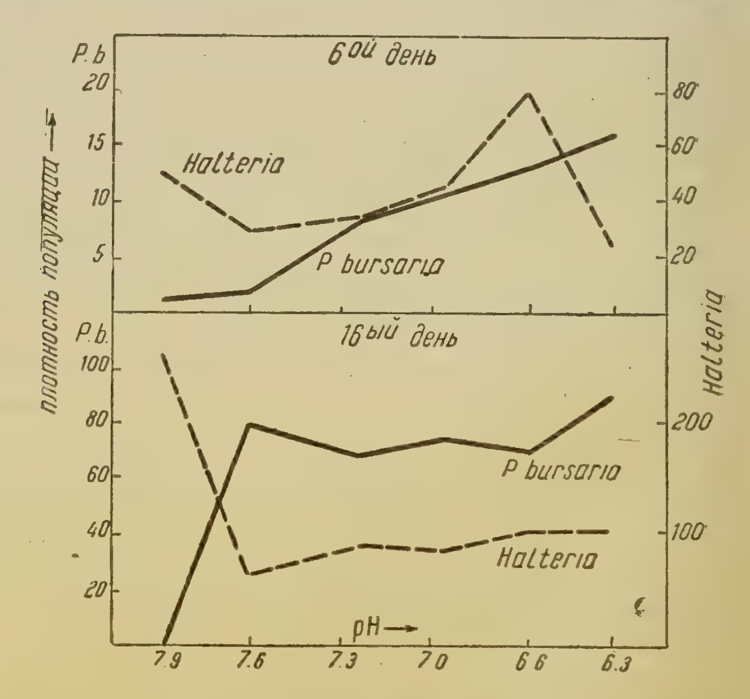


Рис. 10. Изменение плотности популяции у Paramaecium bursaria и Halteria grandinella в зависимости от реакции среды (pH) в молодом (6-й день развития) и зрелом (16-й день развития) биоценозах

(16-й день). Они распадаются на два резко обособленных типа — бесфосфатные (pH=7,9) и фосфатные, причем очень сильное возрастание концентрации этого последнего уже почти не меняет тип. Таким образом, налицо возникновение обособленных структурных единиц или типов в результате процесса развития биоценоза.

Обращаясь к более детальному анализу результатов, мы прежде всего должны отметить, что KH_2PO_4 наряду с изменением pH производит еще и специфический эффект на простейших, как это установили исследования последних лет (Beers, 1933). В наших опытах имеет

место сильное ослабление Holosticha фосфатом (но не мгновенная гибель, так как Holosticha зарегистрирована в фосфатных сериях на 2-й день роста). Это ослабление совершенно отчетливо проявляется уже в незрелом биоценозе и поэтому носит физиологический, а не биоценетический характер. При развитии биоценоза место Holosticha

Таблица 3. Рост P. bursaria отдельно при различных pH, число особей в 0,5 см³

Дни	7,9	7,6	pH 7,3	7,0	6,6	6,3
2	9,5	8	8	9	10	11
4	19,5	14	13	17	18	24
5	41	35	46	54	41	40
6	67	58	44	60	50	51
7	86	70	80	70	61	86

занимается P. bursaria, которая, разрастаясь, начинает угнетать и Halteria, создавая резкий скачок в изменениях концентрации последней по pH, которого вначале не было. Мы можем совершенно точно сказать, что в бесфосфатном биоценозе (pH = 7,9) развитие P. bursaria не допускается присутствием Holosticha, так как при росте отдельно P. bursaria развивается почти одинаково на бесфосфатной и фосфатной средах (табл. 3). Таким образом, Holosticha выпадает по физиологическим причинам и пускает в биоценоз P. bursaria на одном отрезке экологической шкалы, а размножение P. bursaria на другом ограничивается (вернее, не допускается) видом Holosticha биоценетически. Отличия между типами биоценозов складываются в результате сложного переплетения биоценетических и физиологических причин, причем сами устойчивые типы изменяются прерывисто.

Таблица 4. Вычисления объемов видов

Вид	Длина в делениях окуляр-микром.	Объем (P. caudatum-1)
Paramaecium caudatum		1
P. aurelia		0,396
P. bursaria	39,9	0,405
Halteria grandinella	9,8	0,036
Pleurotricha grandis	32	0,101
Chilodon cucullulus	14,5	0,016
Bodo	2,25	0,00043
Stylonychia pustulata	63,6	0,770
Holosticha	30,3	0,098

Чтобы получить представление о распределении биомассы биоценоза между отдельными видами на различных этапах роста, мы произвели измерение видов под микроскопом и вычислили их объем (табл. 4). Эти данные носят характер лишь самого грубого приближения к биомассам, так как в связи с отличиями в форме видов вычисления их объемов не могут быть очень точными. С помощью этих коэфициентов мы могли убедиться в том, что превышение биомассы P. bursaria в биоценозе с pH=7,6 по сравнению с pH=7,9 почти полностью соответствует недохватку биомассы Holosticha и Halteria. Беря средние данные за 15-й и 16-й день, мы получаем: 1) превышение по P. bursaria 67,5×0,405=27,3; 2) недостаток по Holo-

sticha и Halteria 230×0,098+235×0,036=30,95. Таким образом, эти компоненты по биомассе являются взаимно замещающими. Точного совпадения здесь трудно ожидать в связи с приближенным вычислением объемов, различной продуктивностью создания биомассы, различными видами при поглощении одной и той же пищи (Гаузе, 1934).

Если мы обратимся теперь к самому распределению биомассы биоценоза между отдельными видами (табл. 5), то сможем подметить некоторое отличие между незрелыми и зрелыми биоценозами. В молодом биоценозе (6-й день), выражаясь языком биоценологов, нет обособленных „констант“ ассоциации, т. е. нет естественного обособления группы обильных от группы редких видов. Такое обособление, однако, появляется на 16-й день, когда мы имеем группу редких видов (0,79; 0,81; 0,81; 0,19) и обильных, занимающих основные экологические ниши (6,16; 21,55; 9,37). Следовательно, в экспериментальной обстановке удается подметить появление структурных свойств

Таблица 5. Распределение биомассы биоценоза между отдельными видами на 6-й и 16-й день роста. pH=7,9

Вид	Биомасса в 0,5 см³	
	6-й день	16-й день
P. aurelia	1,58	0,79
P. bursaria	0,40	0,81
Stylonichia	0,77	6,16
Pleurotricha	0,91	0,81
Holosticha	0,49	21,55
Halteria	1,80	9,37
Bodo	0,47	0,19

биоценоза, которые обычно констатируются при полевых наблюдениях. Мы можем только отметить, что такой структурный признак не является обязательным доказательством зрелости и устойчивости биоценоза. В нашем случае свидетельством зрелости является динамика развития системы. Выше мы имели случай убедиться, что при обрастании стекол в озере часто имеет место очень обильное попадание (и рост) компонентов, которые потом не удержатся в конкуренции и, таким образом, структура может имет место и в неустойчивой системе.

Мы можем попытаться резюмировать вкратце наш обзор, указав, что важные проблемы, выдвинутые полевой биоценологией — регуляция устойчивого сочетания между видами и распадение биоценозов на обособленные естественные структурные единицы или типы при непрерывном изменении факторов внешней среды,—могут быть успешно разрешены с помощью экспериментального метода, которому предстоит большое будущее в деле дальнейшего развития этой науки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Allee W. C., Concerning the organization of marine coastal communitier, Ecol. Monogr., 4, 541, 1934.—2. Беклемишев В. Н., Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ, Труды защиты растений, I, 277, 1931.—3. Беклемишев В. Н. и Игошина К., О статистическом характере распределения индивидов разного порядка внутри сообщества. I, 171, 1928.—4. Braun-Blanquet, Pflanzensoziologie, Berlin 1928.—5. Буковский В., К критике основных проблем и понятий биоценологии, Вопросы экологии и биоценологии, стр. 74, 1935.—6. Chouard P., Associations végétales des forêts de la vallée de l'Apance, Bull. soc. bot. France, 79, 617, 1932.—7. Clements F. E., Plant, 1916.—8. Дуплаков С. Н. Материалы к познанию перифитона, Труды Лимнол. станции в Косине, 16, 5, 1933.— 9. Du Rietz G. E., Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziolo-

gie, Upsala, 1921.—10. Du Rietz G. E., Vegetationsforschung auf soziationsanalytischen Grundlage, Abderh. Handb. biol. Arbei'smeth., IX, 5, 1, 1930.—11. Elton Ch., The ecology of animals. London, 1933.—12. Frey A., Le graphique dans la phytosociologie, Rev. gén. de botan., 39, S. 33, 1927.—13. Гаузе Г. Ф., Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях. Зоол журн, 14, 243, 1935. 4 Gause G F. and A. A. Witt, Behaviour of mixed population and the problem of natural selection. Amer. Naturalist, 69, 596, 1935.—15. Gleason H. A., The individualistic concept of the plant association, Bull. Forrey bot. club, 53, 7. 1926.—16. Gleason H. A., The significance of the Raunkiaer law of frequency, Ecol., 10, 406, 1929.—17. Gray, H. E. and Treloar A. E., On the enumeration of insect population by the method of net collections, Ecol., 14, 356, 1933.- 18. Hentschel E., Biologische Untersuchungen über den tierischen und pflanzlichen Bewuchs in Hamburger Hafen, Mitt. Zool. Mus. Hamb., 33, 1916.—19. Ильинский А. и Позельская М., Труды прикл. бот., генет. и селекц., 20, 459.—20. Ivlev V. S., Ein Versuch zur experimentellen Erforschung der ökologie der Wasserbiozönosen, Arch. f. Hydrobiol., 25, 1`7, 1933.- 21. Jaccard P., Lois de distribution florale dans la zone alpine, Bull. soc. Vand. Sci. nat. (Lausanne), 38, 1902.—22. Katz N., Die grundlegenden Gesetzmässigkeiten der Vegetation und der Begriff der Assoziation, Beitr. Biol. Pflanz., 18, 305. 1930. -23. Kenoyer L. A., A study of Raunkiaer law of frequency, `col., 8. 34 1, 1927.—24. Lundbeck J., Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. Arch. Hydrbiol. Suppl., Bd, 7. 1. 1926.—25. Mc Ginnies W. G. The relation between frequency index and aboundance as applied to plant population in a semiarid region, Ecol., 15, 263. 1924.—26. Möbius K., Die Auster und die Austernwirtschaft, Berlin. 1877.—27. Phillips J., Succession, development, the climax and the complex organism: an analysis of concepts, Ecol., 22, 557, 1934.—28. Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова, 1925.—29. Raunkiaer C., Recherches statistiques sur les formations égétales. K. Danske. Vid. Selsk. Biol. Meddel., 1-1918.—30. Romell L. G., Comments on Raunkiaer's and similar methods of vegetation analysis and the „law of frequency", Ecol., 11, 589. 1930.—31. Swedberg Th., Ett bidrag till de statistika metodernas anvanding inom växtbiologien, Svensk. bot. tidsk., 16, 1, 1922.—32. Сукачев В. Н., Основные руководящие идеи в изучении типов леса, Тр. Ленингр. лесопр. н.-и. института, 1931.

ON CERTAIN BASIC PROBLEMS IN BIOCOENOLOGY

G. F. Gause

(Laboratory of Ecology, Zoological Iustitute, University of Moscow)

In this paper an attempt is made to appreciate the importance of the experimental method for certain basic biocoenological problems. The recognition of a biocoenosis as a unity of structure in the living cover (including both plants and animals) has now gone far; at the same time the degree of organization of this unity is far from being definitely understood. Biocoenosis presents a complex of organisms mutually interrelated and atapted to each other in the process of historic development, and to judge of its organization an experimental investigation of regulatory processes in this system ought to be undertaken. Whether certain constant and maintained by regulation characters of composition and of structure actually exist here? In other terms, whether certain combinations of organisms appear to be stable, and the intermediate between them unstable, even under intemerdiate environmental conditions? An experimental investitgation, made with nine species of Protozoa (Paramaecium caudatum, P. aurelia, P. bursaria, Halteria grandinella, Pleurotricha grandis, Chilodon cocullulus, Bodo sp. Stylonychia pustulata and Holosticha sp.) has shown that biocoenoses developing under conditions of a continuous gradient in the active reaction of the medium (fron pH equal to 6,3 to pH equal to 7,9) get finally separated into two sharply distinct types. In this way certain important biocoenological concepts can be experimentally elucidated.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ В МЕТОДИКЕ ТИПОЛОГИИ ОЗЕР

И. Ф. Овчинников

Из лаборатории аральского отделения Научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии

В методике типологии и рыбохозяйственной таксации водоемов весьма актуальным вопросом является вопрос о возможности использования отдельных групп и форм организмов для характеристики типа и степени трофичности водоемов. Попытки некоторых авторов дать „биологическую классификацию“ водоемов общеизвестны. Так, например, Апштейн (Apstein) и Буркардт (Burckhardt) пытаются построить подобную классификацию озер на основании изучения планктона, а Тинеманн (Thienemann) — на данных анализа придонной фауны Chironomidae, состав которой он ставит в связь с особенностями кислородного режима озера.

Касаясь в данном случае пресноводных моллюсков, следует отметить, что значение их в методике типологии озер почти не выяснено, хотя мы и располагаем довольно богатыми литературными данными, констатирующими качественный состав малакофауны отдельных водоемов. В большинстве случаев эти данные не могут быть использованы нами из-за отсутствия в них соответствующих экологических сведений. Весьма ценной в этом отношении является работа В. И. Жадина[1], посвященная изучению промысловых моллюсков, и могли бы быть полезными работы К. Ланга (K. Lang) (1913) и К. Валле (K. Valle) (1921), но, к сожалению, последние два автора отводят моллюскам слишком скромное место.

I. ХАРАКТЕРИСТИКА МАТЕРИАЛОВ

Имея в виду изложенное и желая до некоторой степени разрешить вопрос возможности использования непромысловых моллюсков в методике определения типа водоемов, мною и была предпринята настоящая работа. Материалами для этой работы послужили коллекции моллюсков и другие гидрологические и гидробиологические данные, собранные в 1932 г. со 104 озер Ленинградской области экспедициями Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства[2]. Эти материалы были подвергнуты тщательному анализу по каждому отдельному биотопу, в результате

---

[1] „Пресноводные промысловые моллюски“, журнал „Природа“, № 8, 1935.

[2] Указанные материалы любезно были предоставлены мне Б. С. Грезе, которому выражаю глубокую благодарность.

чего были установлены факторы среды, так или иначе влияющие на характер расселения интересующих меня форм и групп моллюсков.

Из таких факторов в грунтах озер учитывались содержание гумуса, азотистых соединений, P_2O_5; в придонном слое воды: pH, свободная CO_2, общая жесткость, O_2 (дефицит), окисляемость, плотный остаток, HCO_3, цвет и прозрачность воды.

Из моллюсков, населяющих профундаль озер Ленинградской области, основными формами оказались: Bithynia tentaculata L, Valvata piscinalis Müll, Valv. macrostoma St., Pisidium casertanum Wood., Pis. henslowanum Sheepp., Pis supinum A. Sch., Pis. subtruncatum Malm. и Pis. pulchellum Gmel., прочие же формы в большинстве случаев представлены в этой зоне единичными экземплярами, а потому особенности их расселения по водоемам мною здесь не учитываются. Кроме того, для некоторых озер недостаточно проверенными оказались некоторые из выше перечисленных гидрологических данных и недостаточно хорошо сохранились коллекции моллюсков; в силу этих причин мне удалось использовать интересующие меня данные, относящиеся только к 50—56 озерам из общего числа 104.

II. СОДЕРЖАНИЕ И РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТ

Изучая характер влияния гумуса грунтов на особенности расселения перечисленных выше форм моллюсков (рис. 1), мы можем заметить, что отношение моллюсков рода Valvata к количеству гуму-

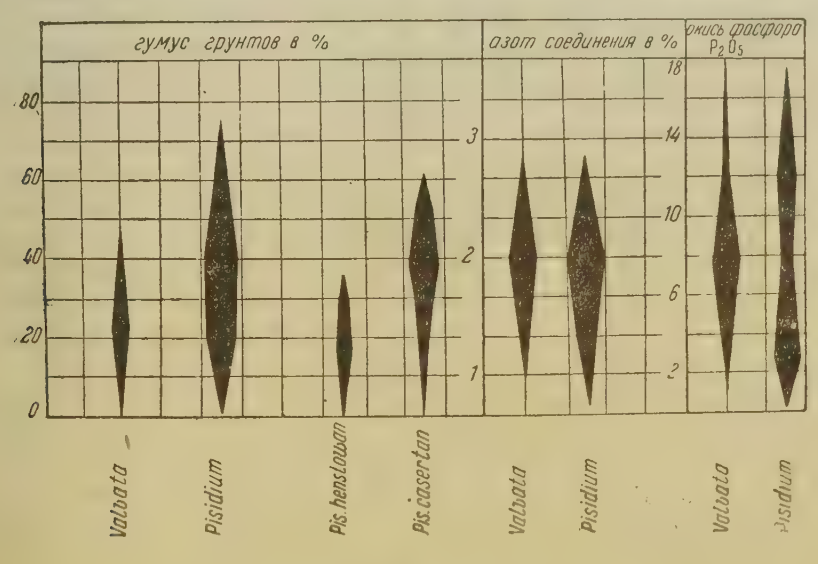


Рис. 1

са в грунтах несколько иное, чем рода Pisidium, а именно Valvata обычно более обильно заселяют грунты, которые содержат гумуса в среднем от 15 до 30%, Pisidium же наибольшего обилия достигают на грунтах, содержащих от 30 до 45% гумуса. Выделяя далее наиболее распространенные виды из рода Pisidium, мы замечали, что P. casertanum в общем встречается на грунтах, содержащих гумус в количестве от 0,2 до 60%, достигая при этом наибольшего обилия там, где эти грунты содержат в среднем от 40 до 45%; вид же P. henslowanum имеет значительно меньшую зону расселения, достигая наибольшего обилия в грунтах, где содержится гумуса около 20%. Эти данные отчетливо иллюстрируются соответствующей частью

рис. 1, где на оси ординат указано количество того или иного вещества, находящегося в грунтах, а на оси абсцисс (шириной фигуры) — количество моллюсков на одну и ту же единицу площади.

Почти аналогичную картину мы наблюдаем и при сопоставлении, количества азотистых соединений и окиси фосфора грунтов с расселением этих же родов моллюсков; например, из рис. 1 видно, что моллюски рода Valvata в общем, в зависимости от степени насыщения грунтов азотистыми соединениями, имеют несколько меньшую зону расселения (на рис. эта зона определяется длиной фигуры), чем рода Pisidium, и наиболее обильно заселяют грунты, содержащие в среднем около 2% азотистых соединений (на графике обилие выражается толщиной фигуры), тогда как Pisidium наибольшего обилия достигают на грунтах, содержащих от 1,5 до 2% этих соединений.

Что же касается влияния окиси фосфора на характер расселения моллюсков, то на рис. 1 мы видим, что в общем род Valvata достигает наибольшего обилия на грунтах, содержащих в 100 г пробы 7—8 мг окиси фосфора, тогда как некоторые виды моллюсков из рода Pisidium наибольшего обилия достигают на грунтах, имеющих его в 100 г пробы 2—3 мг, а некоторые 12—13 мг. Иначе говоря, мы здесь констатируем факт меньшей прихотливости моллюсков рода Pisidium по сравнению с родом Valvata.

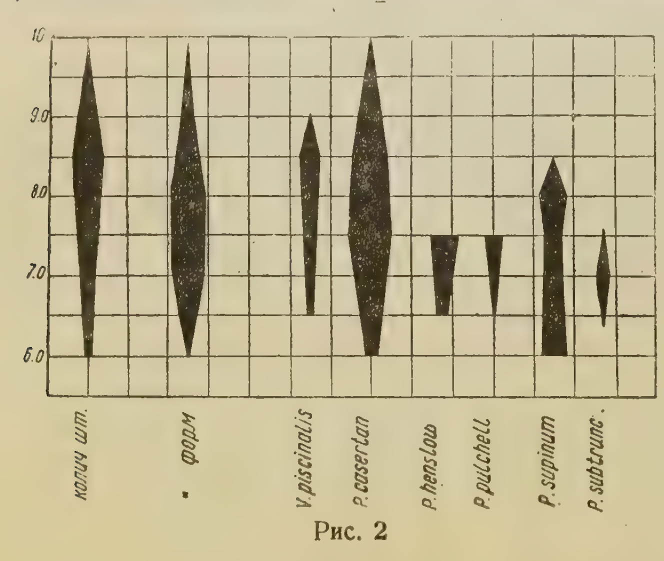


Рис. 2

Не менее интересные данные мы наблюдаем и при изучении характера влияния на моллюсков отдельных факторов придонного слоя воды. Для большего удобства здесь также все интересующие нас данные сведены в графики, построенные по указанному выше принципу. В рис. 2 сведены показатели распределения моллюсков в связи с изменением активной реакции среды — pH. Из этого графика видно, что биотопы, в которых вода имеет более или менее щелочную реакцию, заселены моллюсками более обильно, чем остальные. Но это обилие определяется не увеличением количества форм моллюсков, а массовым развитием только некоторых видов (см. первые две фигуры рисунка.). Наибольшее количество форм мы находим в биотопах, имеющих воду более нейтральной реакции, а именно близкостоящей к pH = 7—8. Из следующих же фигур графика мы видим, что наиболее неприхотливыми формами в отношении активной реакции среды являются P. supinum и P. casertanum, которые достигают довольно большого обилия в водах с разным показателем pH, причем P. casertanum достигает наибольшего обилия в водах, имеющих показатель pH, близкий к 7,5, а P. supinum имеет два максимума обилия, один при pH, близком к 8, а второй — к 6. Последнее явление, очевидно, следует сбъяснить влиянием на этого моллюска других экологических факторов, которые сделали его график двухвершинным.

Что же касается P. subtruncatum, P. henslowanum и P. pulchellum, то они вообще заселяют биотопы, имеющие в придонном слое воду с более или менее нейтральной реакцией, хотя последние две формы достигают наибольшего обилия в биотопах со слабо щелочной водой.

Совершенно иную картину мы видим, изучая рисунок, характеризующий расселение Valvata piscinalis. Эта форма достигает наибольшего обилия в биотопах, имеющих щелочную воду, показатель pH которой близок к 8,5.

Довольно интересные заключения можно сделать и при изучении рисунка 3, характеризующего особенность расселения моллюсков в связи с распределением в придонном слое воды свободной CO_2. Здесь мы прежде всего замечаем, что наибольшее количество форм моллюсков встречается в биотопах, имеющих воду с незначительным количеством CO_2 (последняя фигура рисунка), а именно не более 3 мг на литр. По мере же увеличения в воде CO_2 количество форм в биотопах убывает и только несколько возрастает при показателе, равном 8. Касаясь же особенностей расселения отдельных форм моллюсков, мы отмечаем, что V. piscinalis и V. macrostoma ведут себя аналогично друг другу, достигая наибольшего обилия в водах с наименьшим количеством CO_2. хотя некоторое повышение числа этих форм можно видеть и при содержании 8 мг CO_2 в литре воды. P. casertanum наиболее обильно заселяет биотопы с водой, содержащей свободной углекислоты около 8 мг на литр и отчасти 2 мг; P. henslowanum, повидимому, индиферентнее всех относится к CO_2, так как наибольшего обилия достигает в водах, содержащих этот газ в пределах от 4 до 12 мг на литр. Что же касается прочих форм моллюсков рода Pisidium, то наибольшего обилия они достигают в биотопах с водой, содержащей малое количество свободной углекислоты.

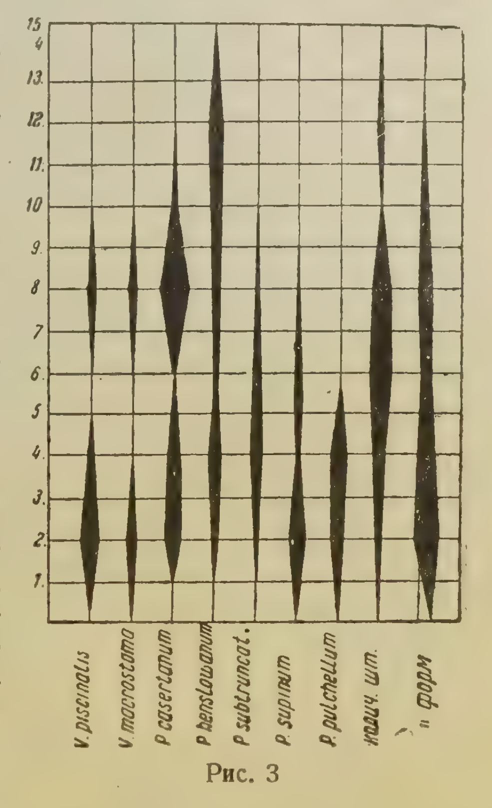


Рис. 3

Суммируя данные, определяющие характер расселения моллюсков по биотопам в зависимости от изменения степени жесткости воды, мы получаем рис. 4. Рассматривая этот рисунок, мы замечаем, что Valvata piscinalis встречается в биотопах, имеющих жесткость воды от 1 до 8 немецких градусов, достигая наибольшего обилия при жесткости, близкой к 6 градусам. Valvata macrostoma же несколько сокращает зону своего расселения, обитая в водах, имеющих жесткость от 1 до 6,5 немецких градусов и имея максимальное развитие в водах с жесткостью в 5 немецких градусов. Изучая особенности расселения рода Pisidium, мы встречаем весьма пеструю картину. Так, например, P. casertanum встречается в водах, имеющих весьма разную степень жесткости, и имеет две точки максимального обилия: одну при показателе жесткости, близком к 8 немецким градусам, а вторую при показателе, близком к 1 градусу. P. henslowanum заселяет биотопы с такой же жесткостью воды, как и P. casertanum, но имеет иные „точки обилия“ — наибольшее их количество имеется

в озерах с показателем жесткости воды, близким к 3 немецким градусам, и несколько меньшее с показателем, равным 7.

Почти аналогично этим формам расселяются по биотопам P. supinum и P. subtruncatum; только первая форма имеет несколько меньшую зону расселения, достигая наибольшего обилия в водах, имеющих общую жесткость, близкую к одному и 7,5 немецким градусам, а вторая, еще больше сокращая зону расселения, имеет „максимумы обилия" при жесткости воды, близкой к 1 и 6 градусам.

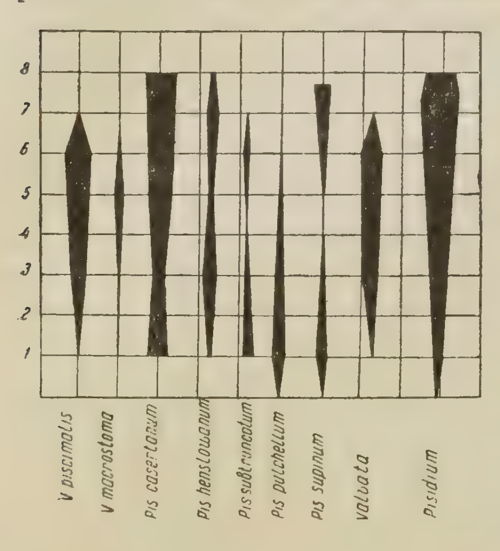


Рис. 4

Суммируя изложенные выше данные по каждому роду моллюсков, мы видим, что род Valvata в общем обитает в биотопах, имеющих жесткость воды от 1 до 7 немецких градусов, достигая максимального развития там, где жесткость доходит до 6—5 градусов.

Pisidium же встречаются в биотопах, где общая жесткость воды может колебаться от 0 до 8 немецких градусов, при этом максимального обилия они достигают при показателях жесткости, близких к 7—7,5 градусов.

Если с этими данными сравнить полученные нами результаты анализов, определяющих характер расселения моллюсков, в зависимости от изменения в воде показателя HCO_3, то заметим почти совпадение графиков, а именно наибольшее обилие моллюсков мы найдем в тех биотопах, где показатель содержания в воде HCO_3 будет более высокий, равный 90—100, и наибольшее количество форм там, где показатель этот будет близок к 25 и 100. Иначе говоря, теоретические рассуждения о возможности корректирования показателей общей жесткости воды показателями ее HCO_3 подтверждаются данными особенностей расселения моллюсков.

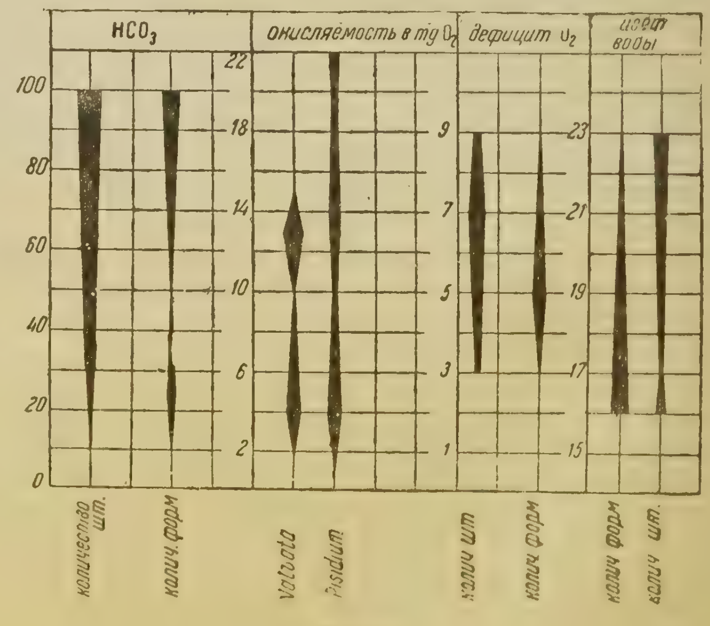


Рис. 5

Было бы весьма интересно увязать эти данные с данными, характеризующими особенности расселения моллюсков в зависимости от степени окисляемости воды, но, к сожалению, мы здесь не располагаем достаточными материалами. Если же руководствоваться результатами анализов нефильтрованной воды, сделанных летом 1932 г., то можно установить, что в общем моллюски рода Valvata наиболее обильно

заселяют биотопы, вода которых имеет окисляемость, равную 13 и отчасти 4 (в мг O_2 на 1 литр), а рода Pisidium наиболее обильно заселяют воды с окисляемостью, близкой к 4. Как именно расселяются по биотопам отдельные формы моллюсков в зависимости от изменений этого фактора, здесь мы указать не можем ввиду отсутствия нужных для этого материалов.

Весьма затрудняется изучение вопроса расселения моллюсков по биотопам и в зависимости от изменения кислородного режима воды, так как здесь мы располагаем химическими анализами, сделанными только в летнее время и к тому же в разные месяцы, что, конечно, не дает для разных биотопов равноценных данных. Однако если пользоваться этими данными, то мы придем к выводам, что с увеличением показателя абсолютного дефицита кислорода в придонных слоях воды до 7 обилие моллюсков в биотопах возрастает подобно тому как идет возрастание количества форм моллюсков с увеличением показателя до 6. После же этих показателей как в первом, так и во втором случае наблюдается падение кривых.

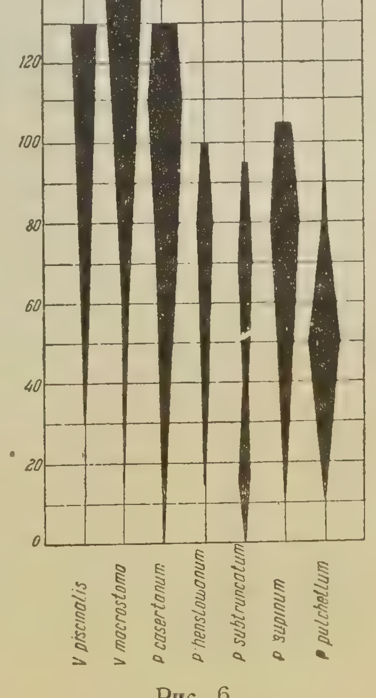


Рис. 6

Надо полагать, что на особенности расселения моллюсков по биотопам влияют и некоторые физические свойства воды, так, например, цвет воды.

В целях выяснения характера влияния цвета воды на расселение моллюсков построены две крайние фигуры рисунка 5. Из этих фигур видно, что качественно малакофауна биотопов возрастает с падением показателя цвета воды до 16 по шкале Фореля — Уле. Что же касается изменения степени обилия, то надо полагать, что некоторые формы моллюсков получают наибольшее развитие в водоемах с низкими показателями цвета воды, а некоторые, наоборот, с большими показателями, чем и объясняется двухвершинность соответствующей фигуры рисунок 5.

Если же суммировать результаты наших исследований по изучению особенностей расселения моллюсков в связи с изменениями плотного остатка воды, то увидим, что Valvata piscinalis и Valvata macrostoma достигают наибольшего обилия в биотопах, имеющих в воде максимальный плотный остаток (130 и 140 мг на литр). Pisidium же достигает особенно обильного развития в биотопах с значительно меньшим показателем плотного остатка, воды (рисунок 6). При этом P. casertanum наибольшего обилия достигает при показателе плотного остатка, равном 110 мг на литр; P. henslowanum — при 80, P. subtruncatum — при 70, а P. pulchellum — при 50.

Не менее интересные данные мы наблюдаем и при изучении особенностей расселения моллюсков в литерали водоемов (рис. 7). Здесь так же, как и в профундали, мы констатируем наибольшее обилие и более богатый видовой состав моллюсков в биотопах с водой, имеющей щелочную реакцию. При этом роды Unio, Sphaerium, Vivipara, Valvata и Bithynia ведут себя почти аналогично друг другу, т. е. они максимально заселяют воды, имеющие показатель активной реакции, близкой к 8,5, и встречаются там, где активная реакция

воды колеблется от 6 до 10. Почти аналогично расселяются по водоемам и роды Lymnaea, Planorbis и вид Amph. glutinosa, но, как видно из рис. 7, эти группы моллюсков в противоположность предыдущим значительного развития могут достигать в водах с крайне различными показателями активной реакции воды. В общем моллюски рода Lymnaea и вид Amphipeplea glutinosa Müll. наиболее часто встречаются в водах с pH, близким к 6,5, а Planorbis более приурочена к водам с нейтральной реакцией.

Касаясь же данных расселения моллюсков по биотопам в зависимости от прочих факторов среды, можем отметить, что в литерали озер Ленинградской области, как и в профундали, обилие моллюсков возрастает с повышением в воде HCO_3 и плотного остатка. Аналогично особенностям расселения моллюсков и профундали происходят изменения и в литеральной зоне в случае колебаний показателей и окисляемости воды.

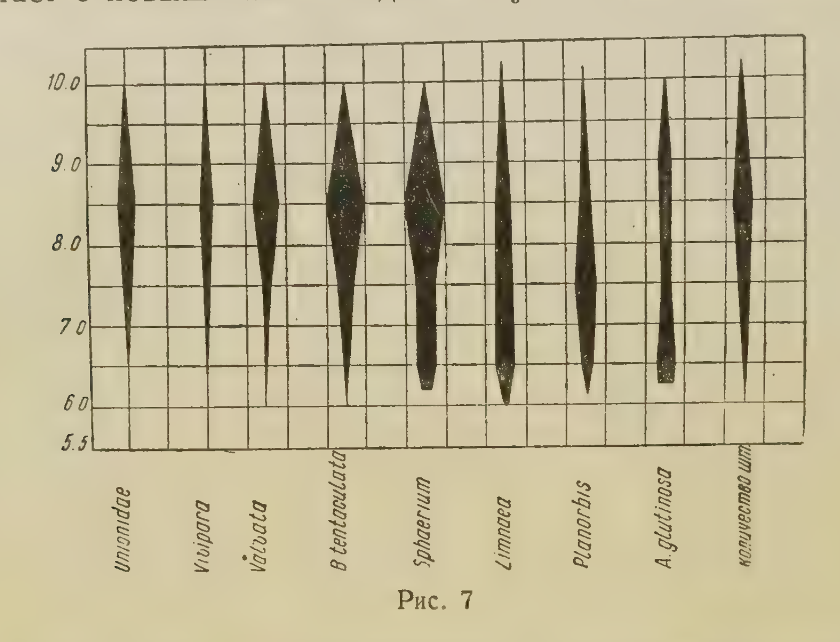


Рис. 7

Выводы

Резюмируя вышеизложенное, можно констатировать, что многие формы моллюсков могут быть использованы нами как некоторые показатели качественного состояния отдельных биотопов и даже водоемов. Прежде всего мы замечаем, что в условиях водоемов Ленинградской области моллюски не заселяют или заселяют в малой мере грунты с незначительным количеством, а также содержащие выше 60% гумуса, при этом наиболее обильно заселяются моллюсками рода Pisidium грунты, содержащие 30—45% гумуса, рода Valvata—15—30%.

Аналогично расселяются моллюски и в зависимости от изменений в грунтах общего количества азотистых соединений, а именно Pisidium заселяют грунты, содержащие от 1,5 до 2% азотистых соединений, а Valvata — от 1 до 1,5%.

Весьма важным фактором, определяющим характер расселения моллюсков по биотопам, является pH. Пользуясь результатами наших анализов, мы можем сказать, что V. piscinalis, V. macrostoma, P. sapinum и B. tentaculata могут быть „индикаторами“ щелочной среды, P. casertanum и P. henslowanum живут в более или менее нейтральной среде, а Amph. glutinosa живет в среде кислой.

Свободная углекислота, присутствуя в воде в близких количествах к 6 мг на литр, допускает наибольшее обилие моллюсков в биотопе. При этом преобладание в пробе форм из рода Valvata может характеризовать воды с низким показателем CO_2, а преобладание P. henslowanum и P. casertanum – воды с CO_2 выше 7—8 мг на литр.

Солевой режим водоемов также может быть предсказан по некоторым формам моллюсков: V. piscinalis и V. macrostoma, в случаях преобладания в пробах, характеризуют воды с повышенной жесткостью, P. subtruncatum и P. pulchellum — воды с показателями жесткости в 1—2 немецких градуса, а P. casertanum—с наибольшей жесткостью, т. е. в 7—8 градусов.

Почти аналогичную картину мы наблюдаем и при сравнении этих данных с данными, характеризующими особенности расселения моллюсков в зависимости от колебаний плотного остатка воды. Здесь также моллюски рода Valvata характерны для вод с большим количеством плотного остатка, близкого к 130 мг на литр; преобладание же в пробах P. supinum характерно для вод, имеющих плотный остаток, близкий к 80 мг, а P. pulchellum, близкий к 50 мг на литр.

Если полученные нами данные мы суммируем в одну общую таблицу, то получим некоторую шкалу спектров по каждому из главнейших факторов среды, при которых возможно как максимальное развитие моллюсков в водоеме, так и вообще их обитание. В табл. 1 сведены в соответствующие графы показатели главнейших факторов среды. Цифры, стоящие в графах „минимум“ и „максимум“, являются крайними показателями, определяющими условия, при которых были констатированы моллюски в биотопах. Иначе говоря, это есть показатели амплитуды колебания расселения тех или иных моллюсков по биотопам. Цифры же, стоящие в графе „оптимум“ определяют показатели факторов, при которых моллюски в биотопе достигали наибольшего развития.

Сопоставляя эти данные по каждому отдельному фактору среды со средними показателями исследованного нами водоема (эти средние получены путем суммирования результатов анализов по отдельным биотопам), которые являются характерными для его типа, мы получим некоторые данные для суждений о том, какой тип озера характеризуют те или иные формы или группы моллюсков.

Для примера по ряду озер Ленинградской области эти материалы сведены в табл. 2, рассматривая которую мы замечаем, что гидрологические данные, характеризующие тип водоема вполне укладываются в амплитуду колебаний того или иного экологического фактора, определяющего границы расселения моллюсков.

Располагая этими данными и пользуясь гидрологическими данными, определяющими тип озера, нам не представится особого труда определить, какие именно формы или группы моллюсков могут характеризовать тот или иной тип водоема. Для этого сведем в табл. 3 только те показатели экологических факторов, при которых моллюски в водоемах достигают максимального развития, а в табл. 4 гидрологические данные по классификации Тинемана—Наумана, и сопоставим их. Мы увидим, что B. tentaculata, V. piscinalis и V. macrostoma могут характеризовать водоемы евтрофного типа молодой стадии (первой стадии); P. casertanum—водоемы с более ярко выраженными признаками евтрофии (второй стадии); P. henslowanum—евтрофные водоемы третьей стадии с наличием признаков дистрофии; P. subtruncatum—водоемы мезотрофного типа и отчасти евтрофного типа третьей стадии и Amph. glutinosa—эвтрофные и мезотрофные водоемы с наличием элементов дистрофии.

Название моллюсков Nom des mollusques	pH			Свободная CO_2 в мг на литр CO_2 libre en mg.		
	минимум min.	оптимум opt.	максимум max.	минимум min.	оптимум opt.	максимум max.
Lymnaea	6,0	6,5	10,0	—	—	—
Amph. glutinosa	6,0	6,0	9,0	—	—	—
Planorbis	6,0	6,0	10,0	—	—	—
Vivipara	6,5	8,5	9,5	—	—	—
Bith. tentaculata	6,0	8,5	10,0	—	—	—
Unionidaea	—	7,5	—	—	—	—
Valvata piscinalis	6,5	8,5	9,0	0,0	2,0	10,0
V, macrostoma	6,5	8,5	9,0	0,0	2,0	10,0
P. casertanum	6,0	7,5	10,0	1,0	8,0	12,0
P. henslowanum	6,5	7,5	—	0,0	8,0	15,0
P. supinum	6,0	8,0	8,5	0,0	2,0	10,0
P. subtruncatum	6,3	7,0	7,8	0,0	4,0	10,2
P. pulchellum	6,5	—	8,6	0,0	4,0	6,0

Т а б

№ по порядку	Название водоемов Nom de bassins	Преобладающие формы моллюсков Formes dom. des mollusques									Гумус грунтов в % Humus de fonds en %			N_2 в грунтах в % N_2 en fonds en %		
		P. casertanum	P. henslowanum	P. supinum	P. subtruncatum	P. pulchelum	V. piscinalis	V. nacrostoma	Bithynia	Amph. glutinosa	мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés du bassin	мин. min.	макс. max	данные по водоем. Denues du bassin
1	Забельское	+	—	—	—	—	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	Долгое	—	—	—	—	—	+	++	++	—	15	30	19,13	1,0	1,5	1,16
3	Городенское	—	—	—	—	—	+	—	—	—	15	30	14,57	1,0	1,5	0,24
4	Великое	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	1,52
5	Ратное	—	—	—	—	—	+	—	—	—	15	30	—	0	1,5	0,14
6	Лучно	—	—	—	—	—	+	—	—	—	20	45	27	1,5	2,0	1,65
7	Врево	++	—	—	—	—	—	—	—	+	20	45	28,8	—	—	—
8	Сиверское	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	Еломское	+	—	—	—	—	—	—	—	—	20	45	28,14	1,5	2,0	—
10	Иткольское	+	—	—	—	—	—	—	—	—	20	45	20,43	1,5	2,0	1,49
11	Защеголье	—	+	—	—	—	—	—	—	—	20	45	42,49	1,5	2,0	1,43
12	Шлино	—	++	—	—	—	—	—	—	—	20	45	17,54	1,5	2,0	—
13	Шименское	—	—	++	—	—	—	—	—	—	20	45	24,56	1,5	2,0	0,76
14	Люто	—	—	—	—	—	—	—	—	+	20	45	18,78	1,5	2,0	1,03
15	Гонченское	—	—	—	—	—	—	—	—	++	20	45	19,5	1,5	2,0	1,01
16	Талонь	—	—	—	—	—	—	—	—	++	20	45	—	1,5	2,0	—
17	Борос	—	—	—	—	++	—	—	—	—	20	45	42,61	1,5	2,0	1,83
18	Еглино	—	—	—	+	—	—	—	—	—	20	45	7,59	1,5	2,0	1,06

[1] Знаки, стоящие в графах, обозначают: + много, ++ масса, — мало или полное от

лица 1

Общая жесткость в нем. градусах Dureté en dg. allemands			Плотный остаток в мг на литр Le reste dur en mg sur L.			Гумус в % Humus en %		Азотистые соединения в % Nitrates en %		P_2O_5 в мг на 100 г пробы	
минимум min.	оптимум opt.	максимум max.	минимум min.	оптимум opt.	максимум max.	минимум min.	максимум max.	минимум min.	максимум max.	минимум min.	максимум max.
—	—	—	—	75,0	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	82,8	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	75,0	—	—	—	—	—	—	—
0,0	6,0	7,0	30	140	150	0,0	45	0,5	3,5	0,5	17,5
1,0	6,0	6,0	10	140	140	—	—	—	—	—	—
0,0	6,0	8,0	10	100	140	0,0	60,0	3,5	3,5	0,5	17,5
0,0	3,0	7,0	30	80	130	0,0	35,0	—	—	—	—
0,0	8,0	8,0	30	80	120	—	—	—	—	—	—
0,0	2,0	7,0	10	50	100	—	—	—	—	—	—
0,0	1,0	6,0	30	40	90	—	—	—	—	—	—

лица 2[1]

P_2O_5 на 100 г пробы P_2O_5 en mg sur 100 gr d'essai			Жесткость воды в нем. градусах Dureté en dg allemands			HCO_3			Окисляем. в O_2 L'oxydatron en mg O_2			Дефицит O_2 Def. O_2			Плотность остатка Le res e dur en mg			pH			CO_2 в мг на L		
мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés du bassin	мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés du bassin	мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés du bassin	мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés du bassin	мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés du bassin	мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés dubassin	мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés du bassin	мин. min.	макс. max.	данные по водоем. Donnés du bassin
—	—	—	0,0	7,0	5.35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	150	112,4	7	9	7,9	0	1	2,64
0 0	12	7,5	1,0	6,0	5,46	—	—	—	—	—	10,08	—	—	8,56	10	150	171,8	6	10	8,4	0	10	1,0
0,0	12	1,5	1,0	7,0	4,28	—	—	—	—	—	6,7	—	—	4,51	30	150	89,8	7	9	7'9	0	10	4,75
—	—	5,0	0,0	8,0	2,44	—	—	—	—	—	12,64	—	—	4,88	10	140	64,6	6	10	8,08	1	12	1,28
0,0	12	2,25	0,0	7,0	7,04	—	—	—	—	—	6,24	—	—	6,13	—	—	76,4	7	9,0	7,78	0	10	8,11
0,0	17	5,0	0,0	6,0	2,54	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	90	73,2	6,5	8,0	7,9	0,0	6,0	0,99
0,0	17	12,5	0,0	8,0	5,35	—	—	99,1	—	—	14,96	—	—	7,05	10	140	—	6,0	10,0	7,60	1,0	12	8,14
—	—	—	0,0	8,0	5,0	—	—	—	—	—	3,56	—	—	—	10	140	122	6,0	10,0	7,7	1,0	12	6,76
0,0	17	15,0	0,0	8,0	2,25	—	—	—	—	—	7,3	—	—	—	10	140	89,6	6,0	10,0	7,3	1,0	12	2,4
0,0	17	10,0	0,0	8,0	2,02	—	—	—	—	—	15,4	—	—	—	10	140	26,48	6,0	10,0	7,3	1,0	12	2,4
0,0	17	2,5	0,0	7,0	1,71	—	—	—	—	—	11,06	—	—	—	30	120	58,4	6,5	7,5	7,4	0,0	15	3,66
0,0	17	3,0	0,0	7,0	1,44	—	—	—	—	—	16,4	—	—	—	30	120	61,6	6,5	7,5	7,5	0,0	15	3,21
0,0	17	7,5	0,0	8,0	0,75	—	—	11,54	—	—	12,4	—	—	—	30	120	54,2	6,0	7,5	6,4	—	—	—
0,0	17	5,0	0,0	8,0	0,29	—	—	—	—	—	15,05	—	—	—	10	140	62,8	6,0	10	7,2	1,0	12	2,51
0,0	17	10,0	0,0	8,0	0,22	—	—	—	—	—	21,02	—	—	—	10	140	36,8	6,0	10	6,0	1,0	12	4,03
0,0	17	—	0,0	8,0	7,04	—	—	—	—	—	10,08	—	—	4,77	10	140	139,8	6,0	10	7,6	1,0	12	8,11
0,0	17	3,5	0,0	6,0	2,24	—	—	—	—	—	19,35	—	—	2,64	30	90	57,2	6,5	8,0	7,85	0,0	6	1,59
0,0	17	—	0,0	7,0	1,65	—	—	31,64	—	—	6,64	—	—	—	10	100	54,2	—	—	7,25	0,0	10	10,0

сутствие моллюсков.

Пользуясь сделанными нами выводами и табл. 2 для примера, мы определяем, что такие озера Ленинградской области, как Долгое, Городенское, Великое, Ратное и Лучно, должны быть отнесены

Таблица 3

№ по порядку	Название моллюсков Nom de mollusques	pH	Общ. жесткость в нем ° Dureté en dg. allemands	HCO_3 в мг на литр	CO_2 в мг на литр	Дефицит O_2 в абс. числ. Def. O_2	Плот. ост. воды в мг на литр. Le reste dur in mg s. L	Прозр. воды по Секки Transp. d'eau	Гумус в грун. в % Humus en %	Общ. кол. N_2 в % N_2 en %	P_2O в 100 г пробы
1	Lymnaea	6,5	—	39,43	—	—	75,0	1,15	—	—	—
2	Amph. glutinosa	6,0	0,22	43,50	—	—	82,81	2,02	—	—	—
3	B. tentaculata	8,5	—	57,20	—	6,73	—	2,40	—	1,34	6,25
4	Valv. piscinalis	8,5	6,0	52,47	2,0	7,59	13,50	2,14	20,92	1,30	5,14
5	V. macrostoma	8,5	6,0	53,00	2,0	—	150,0	2,40	18,80	—	7,33
6	Unionidae	7,5	—	65,12	—	—	75,0	2,29	—	—	—
7	P. casertanum	7,5	6,0	52,48	8,0	5,49	105,0	2,42	33,27	1,32	6,15
8	P. henslawanum	7,5	3,0	46,36	11,0	7,46	75,0	2,11	20,72	1,37	7,25
9	P. subtruncatum	6,5	2,0	60,30	14,0	7,60	75,0	3,51	26,64	—	—

Таблица 4[1]

№ по порядку	Тип водоема Type de bassin	pH			Общая жесткость в нем. градусах Dureté en dg. all.			HCO_3			Плотный остаток Le reste dur		
		мин. min.	сред. neutre	макс. max.	мин. min.	сред. neutre	макс. max.	мин. min.	сред. neutre	макс. max.	мин. min.	сред. neutre	макс. max.
1	Мезотрофный Mesotrophe	7,0	7,75	8,5	0,5	2,75	5,0	—	39,22	—	—	79,8	—
2	Евтрофный Eutrophe	7,5	8,17	8,84	3,0	4,0	5,0	—	69,37	—	—	98,34	—
3	Дистрофный Distrophe	6,0	6,35	6,0	0,0	0,25	0,5	—	8,17	—	—	32,00	—

к типу эвтрофных водоемов первой стадии; Забельское, Врево, Сиверское, Еломское и Иткольское — к эвтрофным второй стадии; Защеголье, Шлино и Шиминское—к эвтрофным третьей стадии с наличием признаков дистрофии; Люто, Гонченское озеро и Талонь—к водоемам с наличием ярко выраженных признаков дистрофии, а Еглино и Борос—к мезотрофным водоемам.

Подвергая эти определения проверке согласно данным таблиц 3 и 4, мы убеждаемся в правильности сделанных нами выводов и приходим к заключению, что указанные выше формы и группы моллюсков могут быть использованы в методике типологии водоемов как некоторые „индикаторы“.

[1] Рассматриваемые мною типы водоемов соответствуют данным работы Б. С. Грезе по выборочному обследованию озер Ленинградской области, из которой были заимствованы многие гидрологические сведения.

LA SIGNIFICATION DES MOLLUSQUES D'EAUX DOUCES EN MÈTHODES DE TYPOLOGIE DE LACS

J. F. Ovtschinikov

Résumé

En résumant l'exposé de ce travail il faut noter, qu'en général les formes différentes des mollusques se rapportent aux mêmes conditions écologiques d'une façon différente. Ainsi: les mollusques du genre Pisidium peuplent plus abondamment les bassins avec les fonds riches de nitrates et de humus que du genre Valvata, ce qui s'illustrent très bien par le graphique № 1, où la hauteur de figures note la quantité d'une certaine substance dans les fonds et les limites de l'habitation des mollusques, et sa largeur—l'abondance. Quant au rapport de mollusques aux fonds riches de P_2O_5 il faut noter, que ceux qui sont riches d'oxyde de phosphore se peuplent par les mollusques du genre Valvata plus abondamment.

Les mollusques sont très sensibles au milieu alcalin et acide que nous caractérisons ici par les démonstrateurs de pH. Les mollusques du genre Pisidium peuplent plus abondamment les bassins avec le milieu neutre (le graphique № 2) et du genre Valvata — avec le milieu alcalin.

Quant au contenu dans l'eau de CO_2 libre et d'oxydation (le graphique № 5), les formes différentes des mollusques se conduisent différemment. Aussi différemment se rapportent les formes différentes de mollusques à la dureté d'eau mais, en général, les mollusques du genre Pisidium préfèrent les eaux plus dures et du genre Valvata—moins dures (le graphique № 4).

Les formes différentes de mollusques se rapportent aussi trés différemment aux singularités physiques d'eau—couleur, transparence etc. (les graphiques № 5 et 6).

En comparant les facteurs écologiques qui démontrent l'habitation des mollusques par biotopes avec les spectres écologiques qui montrent les types de bassins, selon Thienemann, nous venons à la conclusion que les formes des mollusques Bithynia tentaculata, V. piscinalis u V. macrostoma peuvent caractériser les bassins de types eutrophes du jeune stade; P. casertanum — les bassins du type mésotrophe et en partie du type eutrophe, quant aux mollusques Amphipeplea glutinosa—les bassins eutrophes et mésotrophes avec les élements de distrophie.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

ХИМИЧЕСКОЕ СТИМУЛИРОВАНИЕ ТЕМПА ДЕЛЕНИЯ У PARAMAECIUM CAUDATUM

О. К. Настюкова

Из лаборатории экологии (зав.—проф. Алпатов) и биофизического объединения Московского университета

Работа эта возникла в связи с исследованиями над действием некоторых физических факторов на клеточное деление [Алпатов и Настюкова, 1934 (1), (2) и (3)]. Разработанная при этом техника позволяла решать вопросы размножения парамеций с гораздо большей точностью и уверенностью, чем это удавалось предыдущим исследователям. Хотя вопросу о химической стимуляции посвящено изрядное количество работ, его нельзя считать вполне ясным даже в смысле точного констатирования самого факта наличия стимуляции. Между тем вопрос о возможности химического стимулирования размножения животных клеток был положен в основу целой области стимуляции роста растений, разработанной Поповым (M. Popoff, 1931).

Все вышесказанное дает основание считать своевременным изучение влияния ряда химических веществ на темп размножения инфузорий.

Наибольшей известностью пользуются работы Попова (Popoff, 1922, Popoff und Eljaskova, 1924, Popoff, 1931). Техника ведения опытов Попова состоит в кратковременном (на несколько минут) погружении инфузорий в раствор соли с последующим содержанием их в питательной среде и наблюдением за темпом деления. Два основных недостатка должны быть отмечены: 1) на стр. 33 (Popoff, 1931) автор указывает, что при 4-минутном пребывании в 1,5% раствора хлористого магния большая часть инфузорий гибнет, при меньшем пребывании большая часть переживает и используется автором в качестве подопытных животных. Мы думаем, здесь возможно предполагать некоторый отбор на стойкость, так как, хотя опыты велись с клонами, наследственная неоднородность могла возникать в результате эндомиксиса. В другом, тут же описанном эксперименте автор поступает несколько иначе: одна из дочерних особей после деления берется как опытное животное, а другая — как контрольное и затем прослеживается рост числа их потомства в течение нескольких дней; несмотря на безупречность исходного материала, убедительность опытов, проведенных на столь малочисленном материале, как два контрольных и два экспериментальных животных, при возможности неполного соблюдения единства условий содержания контрольных и экспериментальных потомств, крайне мала. Попов и Ельяшкова (1924) пишут: „Обсуждаться будут лишь те опыты, в которых более или менее обнаружены удачные условия обработки“. При таком выбороч-

ном проведении опытов очень трудно решить, насколько неслучайны опыты, подтверждающие основной вывод автора.

Влиянию разнообразных веществ на темп деления P. caudatum посвящена работа Шпека (Spek, 1920).

Против техники Шпека можно сделать два возражения. С одной стороны, подобно тому, что делал Попов, Шпек брал слишком малое число исходных животных как в контроле, так и в экспериментальной группе, пытаясь компенсировать это продолжительностью наблюдения над потомством отдельных особей. С другой стороны, вещества добавлялись к питательной среде, где происходило сильное размножение бактерий и влияние вещества могло поэтому сказываться не непосредственно на инфузорий, а через подавление или стимуляцию размножения бактерий, являющихся пищей инфузорий.

Насколько противоречивы мнения различных авторов относительно возможности стимуляции клеточного деления, видно из работы Вайтекера (Whiteker, 1934).

На основании собственных исследований над дроблением яиц Urechis автор приходит к выводу, что никакой стимуляции обнаружить не удается, а имеется лишь только подавление.

Автор высказывает мысль, что действие алкоголя сводится к тому, что он является добавочным питательным веществом, которое усваивается или самими инфузориями или теми бактериями, которые служат пищей инфузориям.

Методика. Основное преимущество нашей методики в оценке темпа деления заключалось в следующем: среда, где инфузории размножались, снабжалась определенным запасом пищи в виде бактерий, причем в среде не содержалось органических питательных веществ, за счет которых могло бы итти размножение бактерий.

Инфузории подвергались воздействию химических веществ двояким образом. С одной стороны, они помещались в растворы испытуемых веществ на 15 минут, после чего переносились в стандартную питательную среду на один, реже двое суток, с подсчетом числа потомства к концу этого периода. Таким образом, здесь мы имеем дело с эффектом последействия химической обработки родительских особей. С другой стороны, брались более слабые растворы, в основном тех же веществ, и инфузории помещались в них на весь период (обычно сутки, реже двое суток), в конце которого учитывалась численность потомства. Здесь эффект являлся результатом непрерывного воздействия химического фактора. Первый тип мы будем называть химическим последейственным стимулированием или подавлением деления парамеций, а второй просто химическим стимулированием или подавлением. Для опытов того и другого типа был взят ряд веществ; их выбор обусловливался указаниями некоторых авторов, а также предыдущими опытами нашей лаборатории, поставленными с другими целями. Исходные концентрации испытуемых веществ были таковы: 1) Na_2SO_4—5%; 2) KCNS—2,916%; 3) $MgCl_2$—1%; 4) $Na_2C_2O_4$ — щавелевокислый натрий —0,354%; 5) хлорэтон — насыщенный раствор при комнатной температуре и 6) 10% этиловый спирт. Во всех случаях применялась бидестиллированная вода. Объектом для работы служили чистые линии Paramaecium caudatum. Вследствие продолжительного времени работы в различных сериях пришлось пользоваться разными культурами чистых линий, все они культивировались на сенно-овсяном отваре. Техника постановки опытов химического последействия была такова: для нахождения интересующего нас стимуляционного эффекта из исходного раствора испытуемого вещества приготавливалось несколько (4—8) разведений различной степени,

путем смешивания одной части исходного раствора с возрастающим, обычно на одну часть, а для KCNS на 5—10 частей, количеством частей воды. К 1 см³ приготовленных разведений в часовое стекло добавлялось по 2 капли культуры инфузорий. Контрольные особи помещались в воду. По истечении 15 минут инфузории вынимались из растворов, тщательно промывались в воде и рассаживались по одной в углубления шлифованных стекол, в 3 капли питательной стандартной среды (среда Beers с Bacillus proteus vulgaris, в некоторых опытах с Bacillus subtilis. Алпатов и Настюкова, 1934). Из каждого разведения брались на испытание группы в 15—18 особей. Стекла с инфузориями помещались в термостат с температурой около 25° на одни или двое суток, после истечения которых производился подсчет потомства. При установлении концентраций растворов было принято за правило начинать испытание таких разведений, которые не вызывали никакой смертности инфузорий в результате 15-минутного пребывания таковых в испытуемом растворе, а затем уже итти в сторону еще больших разведений. Здесь надо указать, что чувствительность даже одной и той же линии парамеций не держится все время неизмененной и меняется по времени у инфузорий, взятых из одной культуры чистой линии. Вследствие этого приходилось для каждого эксперимента устанавливать специально наименьшее „пороговое" разведение, о котором говорилось выше, не вызывающее в течение 15 минут никакого отмирания инфузорий, и от него вести ряд (от 4 до 8) все больших и больших разведений. В нашем изложении мы будем приводить подряд результаты всех без исключения опытов по действию того или иного вещества с того момента в нашей работе, когда нами обнаруживалась зона подавления с зоной стимуляции или только зона подавления, а зона стимуляции не находилась, несмотря на все большие и большие степени разведения.

ОПЫТЫ ПЕРВОГО ТИПА

Результаты опытов по химическому последействию приведены в табл. 1, 2, 3, 4, 5 и 6 (см. приложение, стр. 403).

В них даны средние арифметические численности потомств парамеций, подвергнутых 15-минутному воздействию различных веществ в разной концентрации, через сутки после их пребывания в питательной среде. Разведение растворов всюду дано в виде дроби, числитель которой обозначает одну часть исходного раствора данного вещества, а знаменатель — число частей воды, взятой для разведения. Для того чтобы объединить проделанные нами с каждым веществом опыты, мы выражали средние арифметические потомства в отдельных разведениях в процентах среднеарифметического численностей потомств контроля соответственного опыта, а затем из всех полученных таким образом процентных средних были вычислены средние для всех экспериментов с данным веществом, как это сделано в качестве примера в табл. 1 (см. приложение). Эти процентные средние служили нам в качестве материала для графического изображения наших данных в виде кривых, на которых контроль, принятый за 100%, всюду отмечался линией, параллельной оси абсцисс.

Опыты с щавелевокислым натрием приведены в табл. 1 и на рис. 1. Подсчет потомства производился через сутки. Остальные данные по опытам приведены в таблице.

Два опыта были проведены в марте, десять опытов — в июне и июле того же года. Чувствительность инфузорий к этой соли была

все время более или менее устойчивой, в последних шести опытах пороговым разведением было разведение 1:2. На рис. 1 видно соотношение между разведением раствора и интенсивностью деления. Вся кривая, за исключением первой точки, лежит в зоне стимуляции, имеет восходящую левую ветвь к максимуму стимуляции и нисходя-

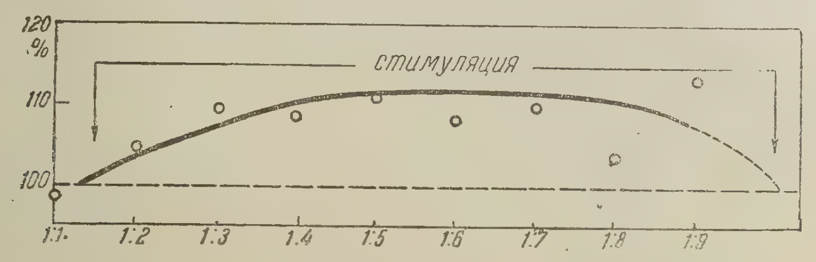


Рис. 1. Последействие щавелевокислого натра на темп деления P. caudatum. По оси абсцисс—разведение исходного раствора. Контроль принят за 100. Кривая проведена от руки. Точечная часть кривой – экстраполяция

Fig. 1. Afteraction of sodium oxalate upon the division rate in P. caudatum. On the abscissa the dilutions of the original solution. The control—equal to 100. The cuwe hitted by haud. The dotted part represents the extrapolation

щую правую ветвь, опускающуюся к уровню контроля. Зона наи большей стимуляции падает на разведения 1:3, 1:4 и 1:5. Разведение 1:1 не дало никакого отличия от контроля.

Опыты с хлористым магнием приведены в табл. 2 и рис. 2.

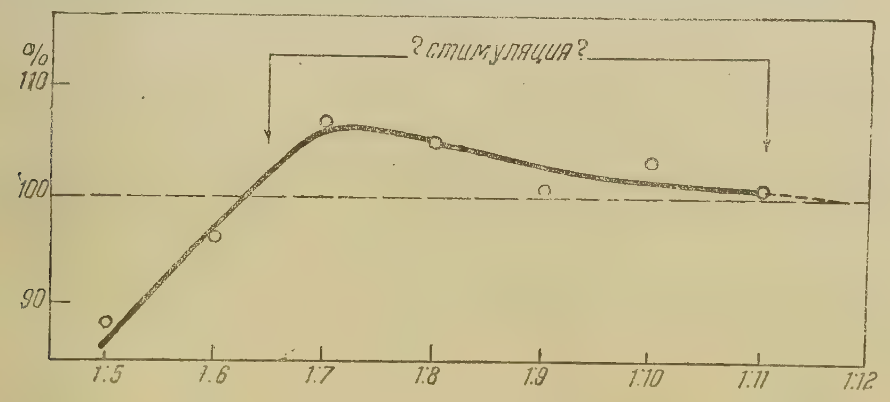


Рис. 2. Последействие $MgCl_2$ на темп деления P. caudatum

Fig. 2, Afteraction of $MgCl_2$

Установление разведений исходного процентного раствора этой соли представляло некоторые трудности вследствие весьма неустойчивой чувствительности инфузорий к ним. Иногда неожиданно происходило отмирание инфузорий в растворах большего разведения, чем в растворах меньшей крепости. Так было, например, в 5-м опыте, где в разведениях 1:10 и 1:11 инфузории были все жизнеспособны, разведения же 1:12 и 1:13 вызвали гибель части особей. Графически изображенные результаты (рис. 2) дали нам ясную зону подавления и очень слабо выраженную зону некоторой стимуляции, достоверность которой, однако, не подтверждается биометрической обработкой.

Далее нами были исследованы два вещества, действие которых по данным Шпека (Spek, 1920) является противоположным.

Опыты с сернокислым натрием приведены в табл. 3 и изображены на рис. 3.

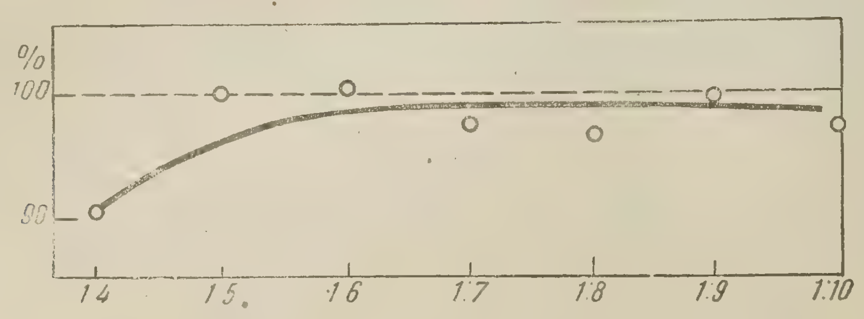


Рис. 3. Последействие Na_2SO_4 на темп деления P. caudatum

Fig. 3. Afteraction of Na 4

Никакой стимуляции обнаружить не удается, так как, взяв разведение 1:4, мы получаем уже определенное подавление темпа деления, а беря целый ряд меньших концентраций, мы не обнаруживаем отличие от контроля.

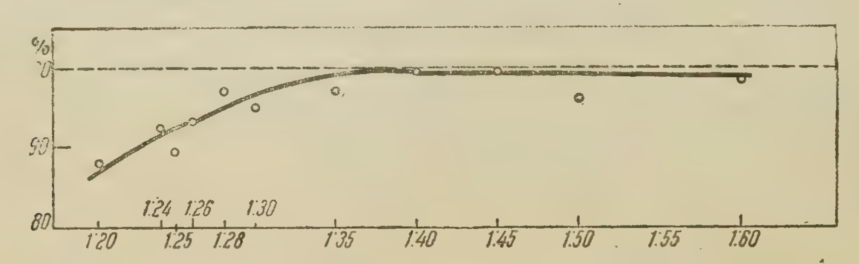


Рис. 4. Последействие KCNS на темп деления P. caudatum

Fig. 4. Afteraction of K CNS

Точно так же неудачны в смысле отыскания стимуляционного эффекта были опыты с роданистым калием (табл. 4 и рис. 4).

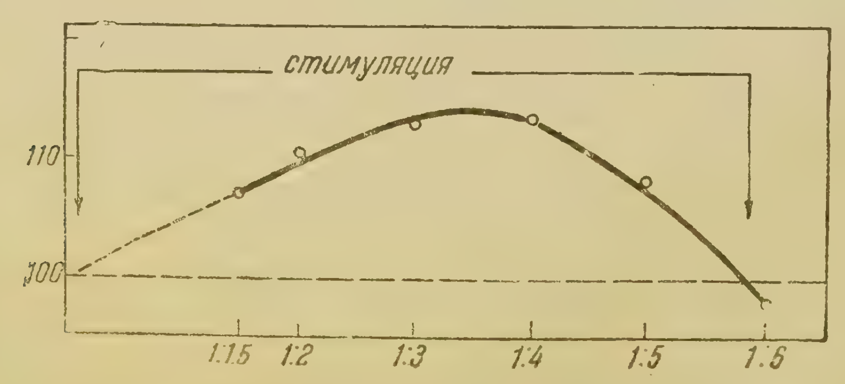


Рис. 5. Последействие этилового спирта на темп деления P. caudatum

Fig. 5. Afteraction of ethyl alcohol

Надо указать, что роданистый калий довольно токсичен, и для получения разведений пришлось поступать таким образом, что соседние разведения отличались друг от друга на большее, чем в опытах с другими солями, число частей дестиллированной воды. Получена ясная зона подавления при полном отсутствии зоны стимуляции.

Переходим теперь к двум исследованным нами наркотикам.

Опыты с этиловым спиртом и хлорэтоном приведены в табл. 5 и 6 и изображены графически на рис. 5 и 6.

Все опыты со спиртом проведены осенью, тогда как опыты с хлорэтоном распадаются на весенние и осенние, причем осенние инфузории оказались более чувствительными, чем весенние. Во 2-м и 4-м опыте с хлорэтоном и в 7-м со спиртом подсчет потомства производился через двое суток. Кривые размножения инфузорий под влиянием обоих наркотиков дают очень сходный ход левой и правой ветви.

Для спирта максимум стимуляции приходится на разведение 1 : 3 и 1 : 4; т. е. на 2,5 и 2% спирта, а для хлорэтона в разведении насыщенного раствора, равном 1 : 5 и 1 : 6.

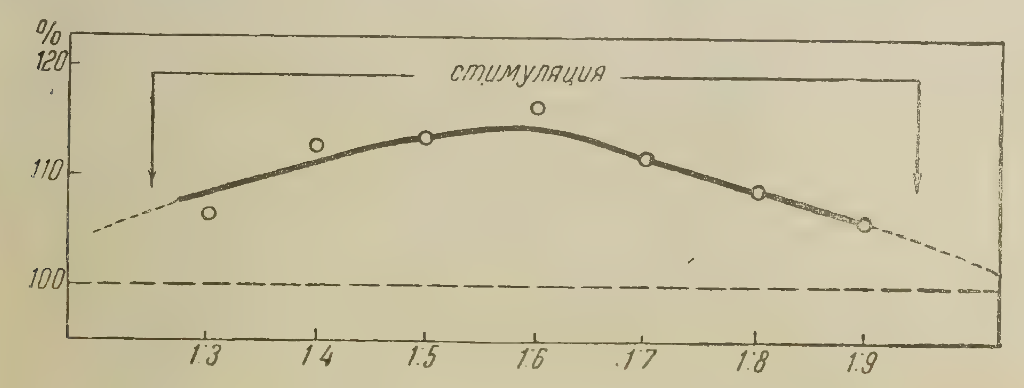


Рис. 6. Последействие хлорэтона на темп деления P. caudatum

Fig. 6. Afteraction of chloretone

Для оценки достоверности полученных отличий мы поступили так, как это было принято в работах Алпатова и Настюковой (1934, 1, 2, 3), а именно выразили все индивидуальные потомства всех опытов из зоны стимуляции в процентах среднеарифметических, соответственных для каждого опыта контролей, после чего все полученные процентные величины были объединены в общие вариационные ряды и обработаны. Результаты такой обработки сведены в табл. 7. Статистически достоверно доказанную последейственную стимуляцию дают щавелевокислый натрий и оба наркотических вещества, причем эффект стимуляции достигает приблизительно 9%. Три других вещества сразу же дают эффект подавления клеточного деления, а пользуясь все бо̀льшими разведениями, мы не получали никакой разницы между подопытными животными и контрольными.

ОПЫТЫ ВТОРОГО ТИПА

Эти опыты заключались в исследовании непрерывного действия растворов солей на темп деления парамеции. Инфузории подвергались этому действию в течение 24 часов. От проведения подобных же опытов с наркотическими веществами пришлось отказаться вследствие их большой летучести. В качестве испытуемых веществ были взяты следующие соли: 5% раствор Na_2SO_4, 2,916% KCNS, 0,35% щавелевокислого натрия, т. е. в такой же концентрации, как и в опытах по последействию.

Методика, применяемая в опытах непрерывного действия химических веществ, была следующей: раствор исходной концентрации добавлялся к питательной среде, давая растворы разной степени разведения. Прежде всего готовилась питательная среда Беерса с бактериями (в 10 см³ солевой среды Беерса помещалась одна петля Bacillus subtilis),

затем к одной части исходного раствора испытуемого вещества прибавлялось то или иное количество чистой воды для получения требуемого разведения. Здесь следует указать на некоторую деталь приготовления растворов: при создании больших разведений растворов на 1 часть исходного раствора соли приходилось большее число частей питательной среды, в связи с этим несколько увеличивалась его питательность. Уравнение питательности всех испытуемых разведений происходило путем приравнивания последних к определенному стандарту, которым считалось разведение 1 : 10, т. е. к одной части исходного раствора испытуемого вещества на 10 частей питательной среды. Питательность других растворов с более низкой концентрацией испытуемого вещества, а следовательно, с большей питательностью, подгонялась к этому стандарту. Так, например, чтобы получить заданное приблизительно разведение в сорок раз, брались 1 часть исходного раствора испытуемого вещества, 3 части бидестиллированной воды и смешивались с 40 частями бактериальной среды.

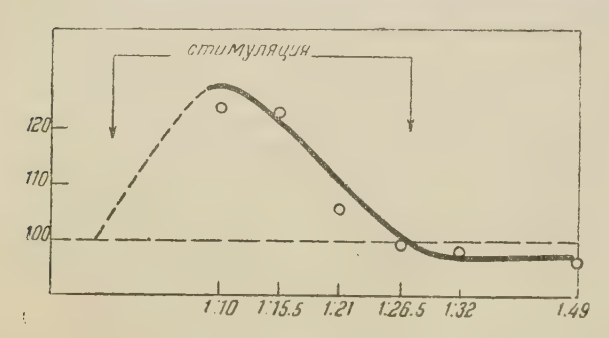


Рис. 7. Суточное действие щавелевокислого натрия на темп деления P. caudatum

Fig. 7. 24 hours long action of sodium oxalate upon the division tate in P. caudatum

В итоге отношение безбактериальной жидкости к питательной среде равнялось $\frac{1+3}{40}$, т. е. 1 : 10, а разведение испытуемого оказывалось равным 1 : 40. Спецификой этой операции объясняется то, что знаменатели в дробях, указывающих разведение, не являются как в первом типе опытов, числами арифметической прогрессии. В качестве контроля инфузории содержались в среде из 10 частей питательной среды с 1 частью бидестиллированной воды. В каждом опыте исследовалось 5—8 растворов различных разведений, в каждое из них помещалось 17—20 особей инфузорий, рассаженных поштучно в углубления шлифованных стекол, в 3 капли испытуемой среды на одни сутки при температуре 25°, после чего производился подсчет разделившихся экземпляров. В табл. 9 и 10 приведены в скобках данные по отмиранию потомств инфузорий через сутки в различных разведениях роданистого калия и сернокислого натрия. Можно видеть, особенно на табл. 10, как неустойчива чувствительность инфузорий к одним и тем же концентрациям растворов, даже при сравнении опытов, проведенных в два друг за другом следующих дня. Так, например, в первых двух опытах разведение 1 : 26,5 не влияло на выживание инфузорий, тогда как в третьем опыте оно вызывало гибель всех. В связи с этой изменчивостью в чувствительности зона стимулирования и подавления отдельных опытов приурочивается к различным частям шкалы разведения.

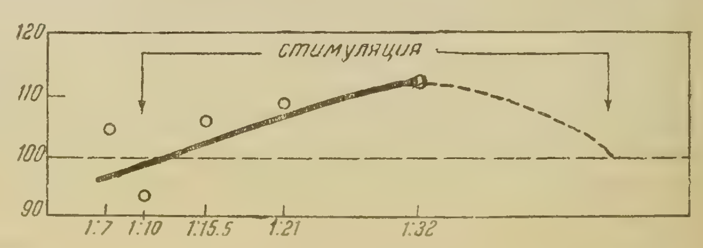


Рис. 8. Суточное действие Na_2SO_4 на темп деления P. caudatum

Fig. 8. 24 hours long action of Na_2SO_4

Действие щавелевокислого натрия в течение всего опыта показано на табл. 8 и рис. 7.

Ввиду того что нами не брались более концентрированные растворы, нами получена только одна ветвь кривой, подымающаяся от зоны слабых, еле заметных эффектов к зоне стимуляции. Левой ветки, имеющей перейти в подавление, нами не показано. Раствор наибольшей крепости 1 : 10 дает 24% стимуляции.

Сернокислый натрий дал результаты, приведенные на табл. 9 и на рис. 8. В противоположность тому, что мы только что видели на примере с щавелевокислым натрием, примененные концентрации подпорогового значения были таковы, что мы получили только левую ветвь кривой от подавления темпа деления к его стимуляции более слабыми растворами, тогда как правая ветвь спадения стимуляционного эффекта к зоне его более слабых концентраций нами показана не была. Разведение 1 : 32 дает 12,1% стимуляционный эффект.

Очень сходную картину удалось получить с роданистым калием (табл. 10 и рис. 9) с тем отличием, что было получено четкое подавление деления, т. е. левая часть кривой оказалась явно уходящей под линию контроля. Для того чтобы статистически оценить достоверность стимуляционного эффекта, мы поступили точно так же, как это было сделано выше, для последейственной стимуляции. В табл. 11 приведены результаты такой биометрической обработки. В отношении всех трех испытанных нами веществ можно считать стимуляцию вполне показанной и в двух случаях, для роданистого калия и щавелевокислого натрия, довольно значительной — соответственно повышающей деление на 20 и 30% сравнительно с контролем. Хотя мы в отношении всех трех веществ не получили обеих ветвей кривых стимуляции, мы считаем это не существенным, потому что недостающие ветви, изображенные нами пунктиром, логически неизбежны, так как в случае щавелевокислого натрия усиление концентрации его должно рано или поздно подавлять темп деления, а в случае сернокислого натрия и роданистого калия, уменьшая все больше и больше концентрацию, мы неизбежно рано или поздно должны получить выклинивание эффекта стимуляции.

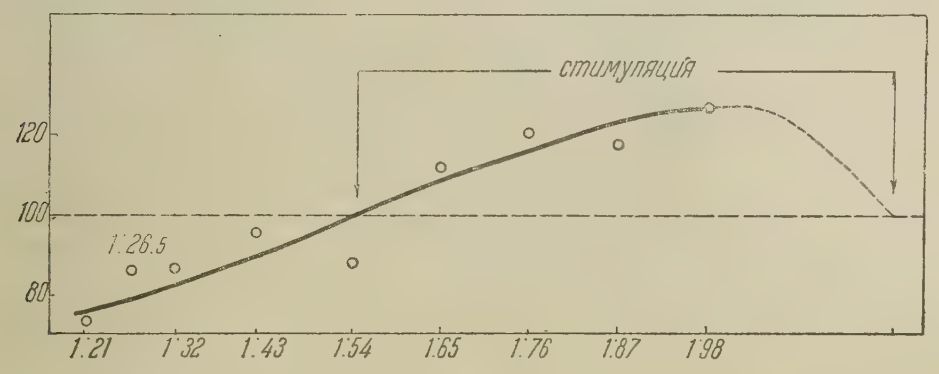


Рис. 9. Суточное действие KCNS на темп деления P. caudatum

Fig. 9. 34 hours long action of KCNS

ОБСУЖДЕНИЕ

Переходим к обсуждению полученных результатов. Прежде всего сопоставим наши наблюдения с наблюдениями других исследователей, работавщих с теми же веществами. Начнем с хлористого магния. Нам решительно не удалось подтвердить выводы Попова о возможности получить с этой солью последейственное стимулирование. Сернокислый натрий Поповым к парамециям применен не был, но в его опытах на других объектах показал себя как стимулятор. Действие сернокислого натрия и роданистого калия по Шпеку (1920) прямо противоположно. Нам же удалось показать, что обе эти соли могут быть стимуляторами при определенном разведении в питательной среде.

Лишь щавелевокислый натрий может с уверенностью считаться стимулятором, как при последействии, так и постоянном действии. Относительно наркотиков можно с уверенностью говорить о возможности при их помощи получить последейственную стимуляцию. Предыдущими авторами, особенно Поповым и Шпеком, были сделаны попытки сведения стимуляционного воздействия солей к повышению набухаемости протоплазмы. В частности противоположное действие сернокислого натрия и роданистого калия сводилось к тому,

что эти соли стоят по своему действию на противоположных концах гофмейстеровского ионного ряда. Относительно наркотиков имеются такие указания, что в небольших дозах они производят понижение вязкости протоплазмы, повышая ее при больших дозах. Думая о механизме действия солей, нельзя упускать также из виду возможность изменения при их помощи pH среды, которая, как хорошо известно, сильно влияет на темп деления простейших. Этот путь истолкования неприменим к случаю кратковременного пребывания парамеций в стимуляторе с последующим переносом их в обычную среду. Помимо этого мы не могли уловить при помощи калориметрического метода изменения pH в тех разведениях сернокислого натрия и роданистого калия, которые были применяемы нами в опытах по суточному воздействию химических веществ на темп деления инфузорий.

Известно, что стимулирование активности низших организмов может достигаться самыми различными факторами [например ультрафиолетовые лучи (Алпатов и Настюкова, 1932), яды в слабой концентрации (Sand, 1902)]. Поэтому надо думать, что здесь имеет место неспецифическое активирование какого-то свойства протоплазмы, которое ведет к усиленному темпу деления. Вероятно, дело в своего рода поранении, быть может частичной коагуляции протоплазмы, при этом регенерация связана с ускорением темпа деления. На данном этапе наших знаний мы в состоянии лишь вполне определенно констатировать возможность химического стимулирования. Давать же какое-либо объяснение механизму стимуляции мы считаем пока преждевременным. Необходимо специальное изучение отдельных физиологических процессов жизнедеятельности клетки, как-то: дыхания, ассимиляции и т. д., а также свойств протоплазмы в той зоне воздействия внешнего фактора, который ведет к стимуляционному эффекту. В этом состоит задача дальнейших исследований.

Необходимо отметить также, что показанные нами кризые стимуляции и подавления должны быть сопоставлены с известным законом действия лекарственных веществ, выдвинутым Арндт-Шульцом. По этому закону слабые стимулы возбуждают, средние частично подавляют и сильные производят полную остановку.

Наиболее современное изложение точки зрения фармакологов на этот закон можно найти у Clark (1933). Этот автор скептически относится к возможности наблюдать действие этого закона в несложных системах, так как случаи стимулирования культуры простейших по его мнению объясняются тем, что часть особей культуры отмирает и из их отмерших тел выделяются вещества, которые и стимулируют размножение других. Полифазное действие лекарственных веществ обычно встречается при действии лекарств на сложные системы. В нашем случае сложность системы можно видеть лишь в процессах физиологического порядка, протекающих в организмах, так как нет основания подозревать ни отмирания подопытных животных, ни думать, особенно в случае последейственной стимуляции, о какой бы то ни было сложности воздействия вещества на организм и его пищу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алпатов В. В. и Настюкова О. К., Доклады Академии наук СССР, 1932.— 2. Они же, 1934. Доклады Академии наук (1) — стр. 62 (2)—стр. 234 (2)—стр. 645.— 3. Heilbrunn L. V. and Daugherty K., Protoplasma, v. 18—1933.—4. Popoff M., Biol. Zentralbl., Bd. 42, 1922.—5. Popoff M. und Jeljaskowa M., Biol. Zentralbl., Bd. 44, 1924.—6. Popoff M., Die Zellstimulation, Berlin, Parey, 1931.—7. Sand R., Z. f. Biol., Bd. 22, 1902.—8. Spek J., Kolloidchemische Beihefte, Bd. 15, 1920.—9. Whiteker D. M., Biol., v. 62, 1934.

Таблица 1. Среднее число потомков на одну родительскую особь P. caudatum через 24 часа после 15-минутного пребывания в различных разведениях 0,35% раствора щавелевокислого натрия

Table 1. Average number of progenies per on parental P. caudatum after 24 hours. Afteraction of different dilutions of a 0,354 per cent solution of sodium oxalate

Номер и дата опыта Number and date of the experiment	Контроль Control	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей воды Dilution of one part of the original solution per different quantities of water								
		1:1	1:2	1:3	1:4	1:5	1:6	1:7	1:8	1:9
1. 20.III.1934 г.	1,69			1,73	1,55	1,96	2,36	1,87	1,68	2
II. 21.III.1934 г.	4.55			5,14						
1 12.VII.1934 г.	4,3	4,5	4,5	4,4	4,1	4				
2 13.VII.1934 г.	3,77	3,55	3,85	4	3,93					
3 16.VII.19 .	3,39			3,6	3,39	3,77	3,7	3,7		
4 10.VIII.1934 г.	3		3,34	3,75	3,92	4	3,58			
5 11.VIII.1934 г.	2,75		2,92	3,33	3,33	3,17	3,08			
6 12.VIII.1934 г.	3,34		3,34	3,5	3,5	3,59	3,25			
7 16.VIII.1934 г.	3,75		3,84	3,84	4,16	3,84	3,34			
8 22.VIII.1934 г.	3,89		4,34	4,25	4,58	4,34	4			
23.VIII.1934 г.	4		4	4,42	4,34	4,09	3,84			
	100	99,3	104,9	109,4	108,7	110,5	108,4	110	99,5	118,2

Средние арифметические опытных потомств, выраженных в процентах соответствующих контролей в среднем для всех опытов.

Averges of experimental progenies expressed in per cent of the control oner. Average for all the experiments.

Таблица 2. Среднее число потомков на одну родительскую особь P. caudatum через 24 часа после 15-минутного пребывания в различных разведениях 1% раствора $MgCl_2$

Table 2. Afteraction of different dilutions of a one percent solution of $MgCl_2$

Номер и дата опыта	Контроль	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей воды							
		1:5	1:6	1:7	1:8	1:9	1:10	1:11	1:12
1 14.VIII.1934 г. . . .	4,84	4,0	4,34	5,25	4,42	4,58	—	—	—
2 15.VIII.1934 г. . . .	4,72	4,45	4,64	5,1	4,9	4,55	—	—	—
3 28.VIII.1934 г. . . .	2,0	—	—	—	2,3	2,0	2,0	2,0	2,3
4 29.VIII.1934 г. . . .	1,84	—	1,84	1,92	2,0	1,92	2,09	—	—
5 2.IX.1934 г. . . .	3,08	—	—	—	—	3,33	3,0	3,16	—

Таблица 3. Среднее число потомков на одну родительскую особь через 24 час после 15-минутного пребывания в различных разведениях 5% раствора Na_2SO_4

Table 3. Afteraction of different dilutions of a 5 per cent solution of Na_2SO_4

Номер и дата опыта	Контроль	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей воды						
		1:4	1:5	1:6	1:7	1:8	1:9	1:10
1 25.X.1934 г.	2,2	2	2,2	1,93	1,93	2,06	—	—
2 26.X.1934 г.	2,4	—	—	2,74	2,4	2,6	2,54	—
3 27.X.1934 г.	2,27	—	—	—	2,4	2,0	2,14	2,2

Таблица 4. Среднее число потомков на одну родительскую особь P. caudatum через 24 часа после 15-минутного пребывания в различных разведениях 2,916% раствора KCNS

Table 4. Afteraction of different dilutions of a 2,916 per cent solution of KCNS

Номер и дата опыта	Контроль	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей воды										
		1:20	1:24	1:25	1:26	1:28	1:30	1:35	1:40	1:45	1:50	1:60
1 19.XI.1934 г.	1,86	—	1,73	—	1,73	1,8	1,73	—	—	—	—	—
2 21.XII.934 г.	2,27	2,0	—	2,0	—	—	2,27	2,27	2,27	—	—	—
3 25.XI.1934 г.	1,73	—	—	1,57	—	—	1,57	1,62	1,8	1,72	1,8	—
4 5.XII.1934 г.	3,34	—	—	—	—	—	—	—	3,2	3,34	2,94	3,34
5 8.XII.1934 г.	1,79	—	—	—	—	—	—	—	1,72	—	1,72	1,72

Таблица 5. Среднее число потомков в одну родительскую особь P. caudatum через 24 часа после 15-минутного пребывания в различных разведениях 0% раствора этилового спирта

Table 5. Afteraction of different dilutions of a 10 per cent solution of ethyl alcohol

Номер и дата опыта	Контроль	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей воды					
		1:5	1:2	1:3	1:4	1;5	1:6
1 28.VIII.1934 г.	3,25	3,63	3,36	3,55	3,27	3,36	—
2 29.VIII.1934 г.	1,75	1,92	2,0	1,91	2,0	1,84	—
3 30.VIII.1934 г.	1,84	1,84	1,84	2,0	2,0	1,84	—
4 31.VIII.1934 г.	7,18	—	8,06	7,91	8,32	8,26	7,18
5 2.IX.1934 г.	3,16	—	3,84	3,59	4,0	3,92	4,75
6 3.IX.1934 г.	3,16	—	3,66	4,0	3,66	3,34	3,34

Таблица 6. Среднее число потомков на одну родительскую особь P. caudatum через 24 часа после 15-минутного пребывания в различных разведениях насыщенного при комнатной температуре раствора хлорэтона

Table 6. Afteraction of different dilutions of a saturated solution of chloreton

Номер и дата опыта	Контроль	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей воды						
		1 : 3	1 : 4	1 : 5	1 : 6	1 : 7	1 : 8	1 : 9
1 20.IX.1934 г.	2,96		3,45	3,81	3,55	4,0	3,45	3,09
2 21.IX.1934 г.	3,27	—	4,12	3,36	4,0	3,73	3,75	3,5
3 22.IX.1934 г.	4,44	—	5,08	5,5	5,14	4,94	4,7	5
4 13.III.1934 г.	2,6	2,8	2,7	2,7	2,6	2,5	2,5	2,7
5 15.VIII.1934 г.	6,14	5,52	—	—	—	—	—	—
6 16.III.1934 г.	3,25	3,79	3,38	3,46	3,7	3,33	3,58	3,29
7 17.III.1934 г.	6,2	6,34	—	—	—	—	—	—
8 18.III.1934 г.	4,08	4,74	—	—	—	—	—	—

Таблица 7. Биометрическая обработка (M ± PE) выражений величины потомства инфузорий в процентах средних арифметических контролей, соответственных каждому опыту. Кратковременное воздействие химических веществ

Table 7. Biometric constants (M ± PE) of progenies expressed in per cent of the corresponding control ones. Afteraction of different chemicals

Название вещества	Число проделанных опытов	Контроль	Разведение	Экспериментальные потомства после химического воздействия	Отношение разн. к ее ошибке
Щавелевокислый натрий $Na_2C_2O_4$	11	99,9 ± 1,72	1 : 2 до 1 : 9	108,8 ± 0,63	4,8
Хлористый магний . . . $MgCl_2$	5	101,6 ± 2,25	1 : 7 до 1 : 12	104,2 ± 1,13	1,1
Сернокислый натрий . . Na_2SO_4	3	100,8 ± 4,28	1 : 6 о 1 : 10	101,8 ± 1,44	0,22
Роданистый калий . . . KCNS	5	101,6 ± 2,26	1 : 2 до 1 : 60	96,9 ± 1,06	2,2
Спирт этиловый . . . . Eth. alcohol	6	100,6 ± 0,63	1 : 1,5 до 1 : 5	111,4 ± 0,88	10,1
Хлорэтон . . . . Chloreton	8	99,8 ± 1,82	1 : 3 до 1 : 9	111,5 ± 1,12	5,45

Таблица 8. Среднее арифметическое число потомков особей, находившихся в течение суток в 0,354% растворе щавелевокислого натрия, разведенном различным количеством частей питательной среды

Table 8. Average of progenies of P. caudatum kept during 24 hours in different dilutions of 0,354 per cent solution of sodium oxalate

Номер и дата опыта	Контроль	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей среды					
		1 : 10	1 : 15,5	1 : 21	1 : 26,5	1 : 32	1 : 43
1 28.X.1934 г.	4,22	—	—	3,94	4,17	4,63	3,88
2 31.X.1934 г.	2,87	3,33	3,07	2,4	2,87	2,73	2,87
3 1.XI.1934 г.	3,47	4,6	4,53	4,47	—	—	—
4 3.XI.1934 г.	2,8	3,47	3,8	3,2	—	—	—

Таблица 9. Средние арифметические числа потомков особей, находившихся в течение суток в 5% растворе Na_2SO_4, разведенном различным количеством частей питательной среды. В скобках помечено число инфузорий, умерших в течение суток из потомства 20 родительских особей, взятых в опыт

Table 9. Influence of different dilutions of a 5 per cent solution of Na_2SO_4 upon P. caudatum kept there during 24 hours. Figures in brackets represent the number of dead progenies out of twenty taken in each group

Номер и дата опыта	Контроль	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей среды				
		1 : 7	1 : 10	1 : 15,5	1 : 21	1 : 32
1 16.X.1934 г.	2	2,09	2,1 (9)	2,0 (2)	2,1 (2)	
2 19.X.1934 г.	2,5	—	2,3	2,75	2,85	2,95
3 21.X.1934 г.	3,05	—	2,13 (4)	3	3,35	3,5
4 22.X.1934 г.	2,95	—	3,14 (4)	3,4	3,15	3,05

Таблица 10. Средние арифметические числа потомков особей, находившихся в течение суток в 2,916% KCNS, разведенном различным колич. частей питательной среды

Table 10. The same as on Table 9. But for 2,916 per cent solution of KCNS in different dilutions

Номер и дата опыта	Контроль	Разведение одной части исходного раствора на различное число частей среды								
		1 : 21	1 : 26,5	1 : 32	1 : 43	1 : 54	1 : 65	1 : 76	1 : 87	1 : 98
1 25.IX.1934 г.	1,7	1,37 (1)	1,7	1,85	1,96	1,96				
2 27.IX.1934 г.	3,25	2,18 (3)	2,4	2,9	3,15	3,35	3,4			
3 28.IX.1934 г.	1,9		(20)	1,2 (15)	1,47 (2)	2,0	2,3	2,35		
4 8.X.1934 г.	4,6					1,31 (7)	3,9	4,35	4,75	
5 9.X.1934 г.	3,25						3,8	4,15	3,75	3,95
6 11.X.1934 г.	2,55						3,3	3,45	3,4	3,4

Таблица 11. Биометрическая обработка (М ± РЕ) выражений величины потомства инфузорий в процентах средних арифметических контролей, соответствующих каждому опыту. Длительное воздействие химических веществ

Table 11. Biometric constants of progenies expressed in per cent of the corresponding controls. 24 hours action of chemicals

Название вещества Chemicals	Число проделанных опытов Number of experiments	Контроль Control	Разведение Dilutions	Экспериментальные потомства под химическим воздействием Experimental progenies	Отношение разн. к ее ошибке Dif. : PE = R
Щавелевокислый натрий $N_2C_2O_4$	4	101,4 ± 0,99	1 : 10 до 1 : 15,5	131,0 ± 3,35	8,5
Сернокислый натрий . . Na_2SO_4	4	100,4 ∓ 1,89	1 : 21 до 1 : 32	111,4 ± 1,82	4,2
Роданистый калий . . . KCNS	6	99,9 ± 1,81	1 : 76 до 1 : 98	140,6 ± 1,89	7,9

ON THE CHEMICAL STIMULATION OF THE DIVISION RATE IN PARAMAECIUM CAUDATUM

by O. K. Nastjukova

(Laboratory of Ecology and the Biophysical Committee of the University of Moscow)

Summary

A standartized salt medium (Alpatov and Nastjukova, 1934) with a definite quantity of bacteria per unit of volume did not contain substances which were favourable for bacterial growth. This medium was used for keeping there Paramaecium caudatum during a period of 24 or, in some cases, of 48 hours and counting the number of progenies. The number of animals taken in each group of every experiment was between 15 and 18. Summing up several consecutive experiments we were able to apply statistical methods in judging the significance of observed differences between the experimental groups and the control ones, the method of calculation was the same as it has been described by Alpatov and Nastjukova (1934). The experimental animals within each experiment belonged to pure line cultures of P. caudatum cultivated on a oat-hay infusion.

The original solutions of chemicals under investigations were the following: 1) 5 per cent solution of Na_2SO_4, 2) 2,916 per cent of KCNS, 3) 1 per cent solution of $MgCl_2$, 4) 0,354 per cent of $Na_2C_2O_4$, 5) 10 per cent of ethyl alcohol and 6) a chloretone solution saturated at room temperature. In all cases bidistilled water was used.

Two different types of the chemical treatment were applied. The first one consisted in taking two drops of a Paramaecia containing culture and adding 1 ccm of the dilution of a certain chemical to be tested for a period of 15 minutes. After this the animals were washed and placed each specimen separately on hallow slides in 3 drops of the standard culture medium inoculated with Bacilius proteus vulgaris and in some cases with Bacillus subtilis. The slides with animals were placed in large Petri-dishes with a saturated athmospere and were kept for 24 or 48 hours at

a t° of 25°C. This type of experimentation might be defined as a chemical after-action.

In the second type of experiments the animal were kept for 24 or 48 hours in a standard medium with food and different quantities of chemical being tested. A special attention was paid to keep in all groups the bacterial food supply absolutely identical.

In calculating the data the division rate of controls of each experiments has taken equal to 100. Therefore, averages higher than 100 show a stimulation of the cell division while those below 100 represent a depression of it.

The averages included in the tables are based upon experiments taken without any omission after a period of a preliminary experimentation.

The biometrical constants in tables 7 and 11 represent the division rate in a zone between a complete absence of any effect, and a zone where depression began to appear.

There is a perfect statistical evidence that sodium oxalate, alcohol and chloretone taken in certain concentrations show a chemical after-action expressed in an increase of cell division. This does not hold true even for the highest dilutions of $MgCl_2$, Na_2SO_4 and KCNS.

The experiments of the second type have not been purposely made with narcotics. Due to their volatility one would expect a very pronounced and undeterminable change in concentration in the course of the experiments.

All the three chemical investigated $Na_2C_2O_4$, Na_2SO_4 and KCNS have a definite zone of stimulation.

Comparing our results with that of previous investigators we find that they cannot confirm Popoff's (1931) observations concerning the stimulative action of $MgCl_2$. Both narcotics which have shown such a definite picture of stimulation disprove a recent opinion expressed by Whiteker (1934). Na_2SO_4 and KCNS turned out to be good stimulators of cell division when applied for a long period of time. This contradicts Spek's affirmation according to which Na_2SO_4 having a dehydrating influence upon the protoplasm at the same time depresses the cell division, while KCNS producing a swelling of the protoplasm, stimulates the cell division.

The stimulative action of sodium oxalate shown in both types of experiments is perhaps related to its ablility to paralize the increase of the protoplasm viscosity under the action of ultraviolet radiation (Heilbrunn and Daugherty, 1933). What is the mechanism of the chemical stimulation of the cell division? The shift of the pH concentration of the medium mixed with chemicals cannot be responsible even in the second type of experiments, because the dilutions of salts are so small that they do not affect the pH concentration, which we determined by means of a colorimetric method. Spek and Popoff believe that the stimulation depends upon the swelling capacity of the chemicals. This hypothesis does not find any support in our experiments with Na_2SO_4 and KCNS which have an opposite action upon colloids.

Taking into account that stimulation can be obtained by means of a series of physico-chemical methods (ultra-violet radiation, Alpatov and Nastjukova, 1944; different poisons, Sand, 1902) one is compelled to conclude that stimulation appears as a result of a unspecific weak injury of certain cell constituents. It is, perhaps, possible to advance a hypothesis that a partial coagulation of the protoplasm is followed by regenerative processes which return the cell to its normal state, processes which in their turn are connected with the occurrence of cell divisions.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

МАТЕРИАЛЫ ПО ГЕНЕТИКЕ ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА

XV. СВЯЗЬ МЕЖДУ «НЕЙТРАЛЬНЫМИ» ПРИЗНАКАМИ И КОЛИЧЕСТВОМ ШЕЛКА

М. М. Сироткина

Из Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета

ВВЕДЕНИЕ

В задачу нашей работы входило исследование связи между нейтральными признаками и количеством шелка. Эта работа является продолжением двух напечатанных в этом журнале работ Косминского „Связь нейтральных признаков с плодовитостью и жизнеспособностью" (1933, 1934). Как было указано в этих работах, могут существовать различные типы связей:

1. Безусловная — физиологическая связь.
2. Плейотропное действие гена — связь не всегда существует: например, при доминантном действии гена на один признак и при рецессивном на другой.
3. Сцепление — локализация генов обоих признаков в одной хромосоме.

Наши опыты мы ставили в первую очередь с целью исследовать возможность наличия безусловной связи, что вызывалось практическими соображениями. Необходимо было выяснить, являются ли на первый взгляд „нейтральные" признаки действительно „нейтральными" или же они оказывают какое-либо влияние на хозяйственно важные особенности, на что имеются указания у практиков-шелководов: лучшие качества черной бабочки, большая смертность у бархатных червей (striped). При селекции и создании новых пород, во избежание смешения и загрязнения в дальнейшем, очень важно выработать определенный стандарт по ясно видимым признакам, для чего представляется удобным использовать ряд широко распространенных признаков гусеницы, кокона и бабочки, а для этого необходимо было знать, не оказывают ли они какого-либо вредного действия. Все наиболее распространенные у нас признаки и рассматриваются в этой работе.

Однако в ряде случаев мы имели возможность подобрать материал так, чтобы можно было обнаружить и сцепление. Именно в тех случаях, когда исходные скрещиваемые породы разнились по количеству шелка, как это видно из приводимой ниже таблицы (по Иванову).

Тяжелые породы Название породы	Средний вес шелковой оболочки в сантиграммах	Легкие породы Название породы	Средний вес шелковой оболочки в сантиграммах
Багдадская	400	Чекианг	178
Массура	413	Шенкуль	167
Бухарская	272	Бивольтинная-Аожику	160
Майелла	270	Шантунг	134
Бионская	257		
Китайская золотая (Оро)	235		
Туркестанская	229		
Кахетинская зеленая	218		

Для этого применялась следующая методика скрещивания. Брались две породы, разнящиеся по определенному нейтральному признаку и по возможности сильно разнящиеся по весу кокона (и количеству шелка), и скрещивались между собой, затем самка-гибрид скрещивалась с породой с рецессивным нейтральным признаком и с малым количеством шелка. В результате этого скрещивания мы получаем поровну особей с доминантным и рецессивным нейтральным признаком (отношение 1:1). Как показывают опыты по получению гибридов, мы должны предполагать или промежуточное наследование веса шелковой нити (опыты Шена), или доминирование более высокого веса: случай получения гибридов первого поколения с неменьшим или даже бóльшим количеством шелка, чем у родительской формы. Такое явление возможно или при наличии у одного из родителей (с большим количеством шелка) ряда доминантных генов, или при наличии у обоих родителей разных доминантных генов, вызывающих увеличение количества шелка (гетерозис).

В случае промежуточного наследования не имело бы значения, к какой группе по весу шелковой оболочки относится рецессивная по нейтральному признаку линия, но в случае доминирования нам необходимо было иметь рецессивную линию с более легким весом оболочки. Поэтому нам приходилось брать для последнего скрещивания иногда новую породу с легким весом кокона, исходя из того положения, что у породы с более легким весом кокона мы можем ожидать большего количества генов, влияющих на уменьшение веса, чем наоборот, т. е. по первоначальному нашему предположению больше рецессивов.

Особи с доминантным признаком содержат одну из исследуемых хромосом от исходной породы с доминантным признаком, а другую хромосому от породы, взятой для скрещивания с гибридом. Особи с рецессивным нейтральным признаком — одну хромосому от рецессивной исходной породы, а другую — от породы, скрещенной с гибридом. Таким образом, обе группы будут разниться между собой по одной хромосоме. Ясно, что все особи будут разнообразны по генотипу (т. е. по комбинации других хромосом исходных типов), но это разнообразие будет распределяться одинаково в обеих группах и, следовательно, оно на суммарный результат при достаточном количестве особей повлиять не должно.

Для скрещивания с гибридом бралась по выше указанным соображениям более легкая порода. Таким образом, в случае сцепления должны были получиться особи с большим весом, сходные с исходной тяжелой породой по нейтральному признаку. Однако это не является безусловно обязательным. У нас были не самые тяжелые и

не самые легкие породы. Следовательно, у тех и у других должны быть гены, влияющие и на увеличение и на уменьшение веса. Допустимо, что как раз ген, сцепленный с геном исследуемого признака, будет у более легкой породы влиять на увеличение веса, а у более тяжелой — на уменьшение.

Для скрещивания брались гибриды-самки, во избежание кроссинговера, могущего затемнить результаты. Как известно (опыты Танака, Огура, Косминского), у самок тутового шелкопряда кроссинговера не бывает. Если бы мы во всех случаях обнаружили связь, то это с большей вероятностью указывало бы на наличие безусловной связи, однако не исключается возможность наличия сцепления во всех исследованных случаях, тем более что комбинаций было взято в каждом случае немного.

Поэтому при положительных результатах исследования предстояло определить окончательно, с каким типом связи мы имеем дело: с двойным ли действием гена или со сцеплением, для этого необходимо поставить подобное же скрещивание, но взяв гибрида самца, и если процент кроссинговера достаточно велик, то это должно повести к уменьшению разницы в весе между сравниваемыми партиями. Потом, сравнив результаты скрещиваний с самками и самцами-гибридами, мы сможем констатировать наличие кроссинговера, а следовательно, и сцепление, а не двойное действие гена. Проще разрешается вопрос в случае неполного проявления действия гена. Если количество шелка связано только с признаком, а у особей с наличием определенного гена, но с непроявившимся нейтральным признаком, количество шелка будет то же, что и у особей, не имеющих данного гена, то ясно, что мы имеем дело с безусловной связью; с таким случаем нам и пришлось встретиться (трехлиночные черви).

Чтобы быть уверенными в действии одних и тех же условий на испытуемые партии, мы кормили сравниваемые партии в течение одной и той же выкормки, в одном и том же помещении и при одинаковой температуре; даже распределение по полкам шкафов производилось одинаковое (верхние, средние или нижние полки).

Вся кладка целиком кормилась вместе до завивки (последние дни 5-го возраста), но перед самой завивкой черви разделялись по партиям (например, зебра и незебра и т. д.). Это делалось во избежание недокормки или перекормки отдельных партий; в случаях же, где разделение мы принуждены были сделать раньше (например, 3 и 4 линочные черви, рыжие черви), мы строго следили за тем, чтобы количество корма было одинаково в обеих испытуемых партиях, с тем чтобы избыток пищи у одних и недостаток у других не мог отразиться на вес кокона. Вообще установка в смысле кормления была такова, чтобы все время у червей был корм (обилие даваемого листа и частота дачи его). При опытах с и 3—4-линочными червями необходимо было разделение производить раньше, так как хотя они во взрослом состоянии и отличаются по величине, но это отличие нерезкое, и их легко можно спутать. Поэтому мы поступали следующим образом: всех червей, засыпающих на третью линьку, переносили в особое помещение, перелинявшие черви (все прошедшие третью линьку), переносились в новое помещение. Все засыпавшие черви из этой последней партии, ясно являлись 4-линочными, они переносились в особое помещение и выкармливались отдельно. Разделение на партии рыжих и серых червей производилось на первом возрасте, в связи с тем, что этот признак проявляется резко только на этом возрасте, впоследствии же черви почти неотличимы. Здесь особенно тщательно приходилось следить за тем, чтобы обе так рано разделенные партии находились в одних и тех же условиях.

Партии, исследуемые на признак «черная» и «белая бабочка», кормились естественно до завивки вместе, после завивки кокон взрезался, куколка вынималась из оболочки и помещалась в мешочек, отмеченный тем же номером, что и оболочка, лишь по выходе бабочки мы могли судить, к какому типу относятся данные оболочки.

Партии на приклеиваемость и неприклеиваемость к субстрату откладываемой грены тоже кормились до завивки коконов вместе. Куколки вынимались из кокона и клались в мешки, на которые ставили те же номера, что и на соответствующих коконах. После откладки грены определялось, к какой группе относится тот или другой кокон.

Методика обработки полученного материала была следующая: после окончания завивки коконы снимались с коконников, верхний слой, так называемый сдор, с них снимался и вся партия взвешивалась (сырые коконы) на технических весах, двойники выкидывались, чтобы избежать затемнения результатов. Общий вес сырых коконов делился на количество их в партии, и это было предварительным грубым средним весом кокона, по нему мы могли предварительно судить о наличии разницы в весе шелка, поскольку в большинстве случаев (но не всегда) вес шелка увеличивается с весом кокона.

После удаления из коконов куколки и шкурки производилось общее взвешивание целых партий, вычислялся средний вес кокона и мы могли судить о наличии и отсутствии разницы. В случае обнаружения разницы производилась индивидуальная взвеска коконов. Взвешивание партий велось индивидуально следующим образом: коконы взвешивались на торсионных весах с точностью до 0,001 гр., но так как температура комнаты, где взвешивались партии, могла повлиять на показания весов, то коконы по сравниваемым партиям (например, многолунные и немноголунные) взвешивались при одной и той же комнатной температуре и в одно время. А в связи с тем, что у разных взвешивающих лиц может получиться разная ошибка, все коконы были взвешены самим автором.

Данные по индивидуальному взвешиванию коконов подвергались биометрической обработке; находилась сигма (σ), ошибка (m) и разница (Diff). Сравнение велось по средним, причем если в некоторых партиях разность между средними арифметическими была настолько невелика, что не могла быть констатирована реальная разница, то такой выводок до конца биометрически не обрабатывался, и в таблицах в этих партиях приведены только средние арифметические. Почти во всех выводках выкормки 1933 г. коконы разделены на ♂ и ♀, и средние арифметические выводились сначала с разделением по полу ввиду наличия полового диморфизма, на что есть указания у Танака (1926) и у Файнберг (работа не опубликована). Если же по полученным средним было видно, что разницы в весе коконов между ♂ и ♀ нет, то оболочки соединялись и вся кладка обрабатывалась целиком, если же где-либо разница была по средним достаточно большая, то обработка биометрически доводилась до конца.

В некоторых случаях при наличии полового диморфизма производилось уравнение партий, с тем чтобы численное отношение полов в обеих партиях было одинаково.

Иногда было заметно повышение веса оболочки в сторону самцов, в других случаях в сторону самок, но после обработки всего материала выяснилось, что обычно большой вес шелковой оболочки встречается у самок.

В данной работе мной обследовались все основные признаки, некоторые, правда, не полно, так как в выкормке 1932 г. было очень много заболеваний, и многие выводки погибли почти полностью; но все-таки удалось обследовать 14 пар признаков, гены которых локализованы в 10 хромосомах.

Эти признаки определяются следующими генами:

II	хромосома —	P-p, M-m, S-s, Y-y
III	„	Z-z, V-v, I-i?[1]
IV	„	L-l
V	„	T^3-T^4
VI	„	K k
VII	„	Q-q
VIII	„	O-o
IX	„	B-b
X?	„	Pn-pn
XI?	„	Oa-oa

Данных относительно локализации генов Pn и Oa не имеется, но, поскольку эти признаки широко распространены и японские авторы не указывают на сцепление их с другими здесь упомянутыми признаками, мы считаем вероятным, что они с ними не сцеплены. Ввиду отсутствия на это точных указаний мы их приводим с вопросительным знаком.

---

[1] По Танака (1927) ген I локализован в III хромосоме; однако последние исследования Косминского (не опубликованные) показали, что ген I Багдадской и разных европейских пород, с которыми мы имели дело, не связаны генами, локализованными в III хромосоме (Z и V).

Приводим описание признаков, определяемых перечисленными генами:

p—plain — черви белые с еле заметными пятнами.
P — Normal — черви с пятнами, типичными для Bombyx mori на I, II, V, и VIII сегменте.
M— moricaud—бурые черви.
S—striped — черные черви с белыми поперечными полосами.
Z—Zebra —черви белые с черными поперечными полосами, z—черви без полос.
V — черви с белым пигментом в гиподерме, v — черви с зеленым пигментом в гиподерме.
L—mulilunar—многолунные доминатные пятна на I—VII брюшных сегментах, l—нормальное число пятен (II и V сегменты).
K—knobbed — горбатые черви (большие горбы на тех местах, где у нормальных чуть заметные возвышения, k — без горбов. o—прозрачные черви — кожа просвечивает ввиду малого количества гуанина в гиподерме. O— непрозрачные.
T^3 — трехлиночные черви, T^4 — четырехлиночные черви.
Oa — не приклеивающаяся к субстрату грена, oa — приклеивающаяся грена.
Pn — темная бабочка без рисунка, (pn — бабочка белая вся, или с черным рисунком).
q — черви перепелиной окраски, вместо пятен штрихи, Q — нормальная окраска без штрихов.
(А) У—желтокровные — черви, имеющие желтую кровь, (А) у—белокровные — черви, имеющие светлую (вернее бесцветную) кровь.
b — рыжие черви, имеющие на первом возрасте рыжий цвет, B — серые на первом возрасте черви.

Обследовалось 83 выводка (кладки), взвешено индивидуально 10,516 коконов.

Выкормка производилась летом 1932 и 1933 г. г. в городе Виннице УССР, в Научно-исследовательском институте шелководства.

Работа сделана под руководством проф. П. А. Косминского. Основные наблюдения, записи и сбор материала 1932 г. произведены автором.

Приношу глубокую благодарность П. А. Косминскому за руководство.

СРАВНЕНИЕ ВЕСА ШЕЛКОВОЙ ОБОЛОЧКИ РАЗНЫХ ТИПОВ

I. Normal—plain (P-p)

Plain от китайской золотой (Оро), normal от японской бивольтинной. Расщепление получено в результате скрещивания самок гибридов (Оро х Аожику) с самцами японским бивольтинным plain.

Ни в одном случае нет реальной разницы, колебания есть как в ту, так и в другую сторону.

Таблица 1. Pp×pp (II хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		P	P	P	p	P	p
1	12.1933	46	25	175,85	157,56	+	—
2	13.1933	76	63	173,78	166,86	+	—
3	14.1933	28	14	177,14	200,71	—	+
4	15.1933	22	21	186,23	190,67	—	+
5	16-1933	11	20	174,18	165,20	+	+

Сравнение normal и plain из сокращения (зеленая х Бионскую) х Аожику. Здесь мы видим реальную разницу, превосходящую тройную ошибку, в пользу plain.

Таблица 2. (Зеленая×Бионскую)×Япон. бивольт. (II хромосома)

№	Выводок	Количество особей		P		p		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение
		P	p	M±m		M±m	σ		mD	p	P	p : P
1	4.1933	77	73	186,98±2,45	21,75	202,85±3,25	28,00	15,87	3,90	—	+	100 : 92,2

Таблица 7. (II хромосома)

№	Выводок	Скрещивание			Striped Moricaud				D	D	В какую сторону увеличение		Отношечие
			Hr	Mor	M+m	σ	M+m	σ		mD	Str	Mor	Str : Mor
1	25.1933	89×46	144	72	205,65±2,66	31,95	191,88±3,02	25,60	13,84	3,41	+	—	100 : 89,00

Таблица 8. Сравнение ♀♀ и ♂♂

№	Выводок	Количество особей						D	D	В какую сторону увеличение		Отношение
		♀	♂	M±m	σ	M±m	σ		mD	♀	♂	
1	25.1933 striped	72	72	216,80±3,15	26,80	194,15±3,85	32,15	22,65	4,54	+	—	100 : 89,5
2	25.1933 moricaud	36	57	205,55±4,20	25,10	182,95±3,80	28,80	22,60	3,96	+	—	100 : 89,00

Таблица 3. (Шенкуль×Майелла)×Япон. бивольт. (II хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		M	m	M	m	M	m
1	26.1933	18	25	208,28	187,44	+	—
2	28.1933	33	40	182,73	171,05	+	—
3	29.1933	29	35	189,59	209,26	—	+

Таблица 4. 23-а 1933×29 1933 (mm×Mm) (II хромосома)

№	Выводок	Пол	Колич. особей		M		В какую сторону увеличение	
			M	m	M	m	M	m
1	8.II.1933	♀♀ и ♂♂	105	120	219,36	222,49	—	+
2	9.II.1933	„ „	53	62	208,87	209,56	—	+
3	10.II.1933	„ „	78	87	221,77	224,53	—	+
4	11.II.1933	„ „	53	69	216,30	227,58	—	+
5	8.II.1933	♂♂	51	61	206,22	210,92	—	+
6	8.II.1933	♀♀	54	59	231,78	234,46	—	+
7	9.II.1933	♂♂	20	30	192,20	204,90	—	+
8	9.II 1933	♀♀	33	32	218,87	213,94	+	—
9	11.II.1933	♂♂	28	31	202,61	215,90	—	+
10	11.II.1933	♀♀	25	38	231,64	237,10	—	+

Таблица 5. Ss×ss (II хромосома)

№	Выводок	Пол	Колич. особей		M		В какую сторону увеличение	
			S	s	S	s	S	s
1	6.1933	♂♂	5	8	182,80	182,87	—	+
2	6.1933	♀♀	2	4	174,50	197,00	—	+
3	7.1933	♂♂	17	17	182,18	169,94	+	—
4	7.1933	♀♀	12	14	194,25	179,79	+	—
5	9.1933	♂♂	3	2	247,67	227,50	+	—
6	9.1933	♀♀	4	4	259,25	262,50	—	+
7	10.1933	♂♂	1	3	199,00	173,67	+	—
8	10.1933	♀♀	3	—	162,67	—	—	—
9	11.1933	♂♂	15	18	196,27	188,39	+	—
10	11.1933	♀♀	8	9	242,87	192,44	+	—

3. Moricaud — белая окраска (Mm) (табл. 3—4)

2 серии, в обоих случаях moricaud от расы Шенкуль, normal и plain в первом случае (табл. 3) от расы Майелла, во втором (табл. 4) сложное сочетание[1].

Кроме того, в табл. 4, № 5 по № 10 приведены данные по ♀ и ♂; из таблицы видно, что количество шелка больше у ♀. Из табл. 3 и 4 видно, что реальной разницы в пользу moricaud или не moricaud нет, небольшое превышение намечается в пользу белой окраски на табл. 4.

[1] Normal и plain могут быть от Аожику, Майелла и Багдадской.

4. Striped — normal и plain.

(табл. 5, стр. 415 и 6, стр. 416).

Striped от Туркестанской, plain (№№ 1, 2, 3, 4, 5, 6 — табл. 5) или normal (5, 6 табл. 5 и 1 и 3 табл. 6) от японской бивольтинной.

Таблица 5 составлена по самцам и самкам отдельно, реальной разницы в сторону striped или не striped нет, но в большинстве случаев вес больше striped. Особенно это заметно на табл. 6, где исследовано больше особей в каждой кладке; там во всех трех случаях у striped вес больше.

Здесь также отмечается больший вес шелка у самок, кроме № 7 и № 8, табл. 5, но там было исследовано слишком мало особей.

Таблица 6. Striped×Японская бивольт. (II хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону	
		S	s	S	s	S	s
1	22.II.1933	83	100	255,54	243,86	+	—
2	23.II.1933	72	98	248,61	243,66	+	—
3	24.II.1923	79	94	261,14	255,54	+	—

Таблица 10. (104 черн. баб.×8 зелен. черви)×92. Чекианг. Желтокровные и белокровные (II хромосома)

№ п/п	Выводок	Пол	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
			желто-кровных	белокровных	желтокровные	белокровные	желто-кровных	бело-кровных
1	20.1933	♀♀	9	13	145,22	149,23	—	+
2	21.1933	♂♂	29	42	170,45	158,69	+	—
3	21.1933	♀♀	14	26	181,43	174,88	+	—

Таблица 12. (Шенкуль×Майеллу)×♂Япон. бивольт. (III хромосома)

№ п/п	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		Z	z	Z	z	Z	z
1	26.1933	21	22	195,57	196,73	—	+
2	28.1933	37	36	173,84	178,89	—	+
3	29.1933	33	31	198,42	202,39	—	+
4	30.1933	78	82	192,92	188,87	+	—

5. Striped и moricaud

(табл. 7 и 8, стр. 414).

Striped взяты из Туркестанской, moricaud от Массура, в табл. 7 видим реальную разницу в пользу striped, превышающий тройную ошибку. Табл. 8, тот же выводок, но вычисления велись отдельно

Таблица 9. Желтокровные и белокровные (II хромосома)

№	№ кладок	Скрещивание	Количество особей		Желтокровные		Белокровные		D	D/mD	В какую сторону увелич.		Отношение б : ж
			ж	б	M±m	σ	M±m	σ		mD	ж	б	
1	18.1933	(104 зел. чер.×8 ч. баб.)×92 (чекианг)	32	76	173,90±5,30	30,02	155,60±3,12	27,20	18,30	2,97	+	—	100 : 111,8
2	22.1933	То же	18	65	217,80±6,95	29,45	178,05±3,05	24,60	39,75	5,23	+	—	100 : 122,3
3	23.1933	„ „	26	50	244,80±5,50	27,52	200,40±4,15	29,20	44,40	6,89	+	—	100 : 122,2
4	24.1933	„ „	16	26	174,70±6,50	26,05	173,45+5,15	26,30	1,25	0,15	+	—	100 : 100,7

Таблица 11. (Зеленая×Бионскую)×Япон. бивольт. Желтокровные и белокровные (II хромосома)

№ п/п	Выводок	Количество особей		Желтокровные		Белокровные		D	D/mD	В какую сторону увеличение		Отношение желтокровные : белокровные
		Ж	Б	M±m	σ	M±m	σ		mD	желтокровные	белокровные	
1	1.1933	58	97	165,35±3,55	27,20	162,30±2,45	24,30	3,05	0,71	+	—	100 : 101,9
2	2.1933	112	117	165,74±2,20	22,15	156,18±1,57	17,05	9,56	3,54	+	—	100 : 106,1
3	3.1933	93	111	174,00±2,15	20,80	173,60±1,95	20,70	0,40	0,14	+	—	100 : 100,2
4	5.1933	110	100	188,00±2,77	29,00	203,50±2,50	25,05	15,50	4,38	—	+	100 : 92,4
5	39.1932	51	55	157,10±2,90	20,60	161,30±2,30	17,05	4,20	1,13	—	+	100 : 97,4
6	48.1932	43	39	152,15±2,85	18,80	156,10+2,90	10,92	3,95	3,97	—	+	100 ; 97,5
7	49.1932	13	17	179,80±7,05	25,42	178,95±5,15	21,20	0,85	0,10	+	—	100 : 100,5
8	53.1932	133	121	144,90±1,40	16,15	153,60±1,65	18,00	8,70	4,03	—	+	100 : 94,3

Таблица 14. ♀ Японск. бивольт.×♂(Шенкуль×Майеллу) ♀zz×♂(zz×ZZ) Зебра—незебра (III хромосома)

№ п/п	Выводок	Количество особей		Z		z		D	D/mD	В какую сторону увеличение		Отношение z : Z
		Z	z	M±m	S	M±m	S		mD	Z	z	
1	31.1932	19	22	139,50±8,30	36,10	131,80±6,00	33,10	7,70	0,75	+	—	100 : 105,8
2	32.1932	82	105	157,38±2,33	21,05	151,40±1,70	17,60	5,98	2,88	+	—	100 : 103,9

Таблица 13. ♀ (Шенкуль × Майеллу) × ♂ Японск. бивольт. ♀İZZ × ZZI × ♂ZZ. Зебра - незебра (III хромосома)

№	Выводок	Количество особей		Z		z		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение
		Z	Z	M±m	S	M±m	S		mD	Z	z	z : Z
1	11.1932	16	22	137,50±3,785	15,15	137,95±3,825	18,00	0,45	0,08	—	+	100 : 99,6
2	13.1932	27	51	140,09±3,10	16,15	130,05±2,65	18,80	10,04	2,50	+	—	100 : 107,7
3	14.1932	17	19	143,10±4,16	17,15	137,75±3,56	15,55	5,35	0,96	+	—	100 : 103,9
4	15.1932	55	45	139,59±2,95	21,85	132,72±3,00	20,30	6,87	1,63	+	—	100 : 105,2
5	16.1932	49	58	138,10±2,99	20,95	134,30±2,43	18,50	3,80	0,99	+	—	100 : 102,8
6	18.1932	56	57	138,40±2,42	18,10	129,85±2,10	15,95	8,55	2,67	+	—	100 : 106,3
7	20.1932	31	29	139,75±3,27	18,25	133,85±5,84	19,80	5,90	0,89	+	—	100 : 104,4
8	21.1932	44	36	155,10±3,48	23,05	146,40+3,26	19,60	8,70	1,82	+	—	100 : 105,9
9	22.1932	26	15	141,55±4,44	22,60	135,15±8,20	31,80	6,40	0,67	+	—	100 : 104,7
10	23.1932	37	37	129,52±4,21	25,60	137,36±4,27	25,95	7,84	1,31	—	+	100 : 94,2
11	24.1932	67	44	156,00±2,46	20,10	155,45±2,66	17,70	0,55	0,17	+	—	100 : 100,3
12	25.1932	141	128	144,65±1,67	19,80	142,01±1,65	18,80	2,64	1,12	+	—	100 : 101,9
13	26.1932	12	14	142,10±8,28	28,80	151,07±7,85	29,40	8,97	0,89	—	+	100 : 94,7
14	27.1932	148	133	130,15±1,70	20,75	137,46±2,23	25,70	7,31	2,58	—	+	100 : 92,5
15	30.1932	19	10	154,00±6,82	29,75	147,00±5,80	18,50	7,00	0,66	+	—	100 : 104,7

по ♂ и ♀, в обоих случаях, как видно из таблицы, реальная разница в пользу самок. При вычислении в табл. 7 ♂ и ♀ были уравнены, следовательно, превышение веса самок не могло повлиять на конечный результат.

6. Желтокровные и белокровные

(табл. 9, 10 и 11)

В табл. 9 из приведенных 4 выводков в 3 (№№ 1, 2 и 3) расщепление идет по У и по J, в № 4 на табл. 10 расщепление только по У. В табл. 9 мы в № 2 и № 3 имеем реальную разницу, превосходящую тройную ошибку в пользу желтокровных, а в № 1 превышение почти равно тройной ошибке (2,97).

Табл. 10 дает в 1 случае значительное превышение в сторону желтокровных, однако разница нереальна, и в другом случае в сторону белокровных.

На табл. 11 расщепление по У; У от Бионской, У от зеленой, здесь в 1 случае (№ 2) мы замечаем реальную разницу в пользу желтокровных (II хромосома от Бионской), а в двух (№ 4 и № 8) в пользу белокровных (II хромосома от зеленых). В прочих разница нереальна и в ту и в другую сторону.

Таблица 15. ♀ 23-а 1933×♂ 29 1933♀*zz*×♂*Zz* (III хромосома)

№ п/п	№ кладок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		Z	z	Z	z	Z	z
1	8.II.1933	113	112	220,75	221,31	+	—
2	9.II.1933	62	53	209,18	209,32	—	+
3	10.II.1933	82	83	221,39	225,04	—	+
4	11.II.1933	69	53	218,49	228,13	—	+

7. Зебра и незебра (табл 12, 13, 14, 15, 16 и 17)

На табл. 12 представлены 4 партии, где Z получена от Majella, а z от Шенкуль, в 3 случаях уклонение в сторону z и в одном—в сторону Z, но разница не превышает тройной ошибки.

Здесь ген Z был взят от Майелла и z от Шенкуль. Из рассмотрения всех 16 выводков мы видим, что разница большей частью в пользу зебра и в № 2 и № 6 приближается к средней тройной ошибке; у незебра в 1 случае превышение, приближающееся к тройной ошибке (№ 14).

В таблице 14 также ген Z от Майелла, z от Шенкуль. Самка взята Японская бивольтинная и гибрид самец (Шенкуль × Майеллу). Из таблицы видно, что превышение веса в сторону зебра, а в № 2 разница близка к реальной.

Зебра взята от Майеллы, а незебра от Шенкуль и от Японской бивольтинной, из таблицы видны колебания в ту и другую сторону, но разница в весе далеко не реальна.

Ген зебра взят от Майелла, незебра от Китайской золотой (Оро) и Японской бивольтинной, в таблице приведены три выводка. В № 1 имеем разницу в три раза превосходящую среднюю ошибку, в сторону

Таблица 16. ♀(Майелла×Китайскую золотую)×♂Японск. бивольт. Зебра—незебра (III хромосома)

№ п/п	Выводок	Количество особей		Z		z		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение z : Z
		Z	z	M±m		M±m			mD	Z	z	
1	82.1932	89	94	145,20± 1,70	15,95	155,70±2,45	23,90	10,50	3,70	—	+	100 : 39,3
2	83.1932	107	113	170,45± 2,10	21,70	173,70±1,73	19,15	3,25	1,20	—	+	100 : 98,1
3	84.1932	7	9	144,65±11,63	28,60	174,15±6,17	18,50	29,50	2,24	—	+	100 : 95,9
4	Сводная	203	219	158,20± 1,65	23,35	164,95±1,65	24,70	6,75	2,90	—	+	100 : 95„9

Таблица 17. (Зеленая × Бионскую) × Японск. бивольт. Зебра—незебра (III хромосома)
♀ (zz × ZZ) × ♂zz

№	Выводок	Количество особей		Z		z		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение
		Z	z	M ± m	S	M ± m	S		m D	Z	z	z : Z
1	39.1932	58	50	159,20±3,35	25,50	158,50±2,27	16,05	0,70	0,02	+	—	100 : 100,4
2	48.1932	39	41	159,95±2,45	15,80	150,55±2,75	17,65	9,95	2,57	+	—	100 : 106,2
3	49.1932	17	13	182,50±5,50	22,60	175,20±6,45	23,20	7,30	0,86	+	—	100 : 104,3
4	52.1932	49	30	159,15±2,20	15,40	149,62±2,90	16,10	9,44	2,60	+	—	100 : 106,4
5	53.1932	130	126	150,80±1,70	19,20	146,40±1,47	16,55	4,4	1,91	+	—	100 : 103,1
6	1.1933	76	81	168,15±3,10	26,90	157,50±2,80	25,10	10,65	2,19	+	—	100 : 106,7
7	3.1933	39	56	183,90±3,69	23,05	175,62±2,60	22,00	8,28	1,84	+	—	100 : 104,7
8	Сводная	421	416	161,28±1,20	24,70	155,71±1,07	21,80	5,57	3,48	+	—	100 : 103,6

незебра, в № 3 разница почти реальна (2,24) и в № 2 тоже довольно значительная (1,20). Поскольку везде разница в одну сторону, мы считали возможным просуммировать все три выводка, в результате этого нам сводная дает реальную разницу (2,90); можно предположить, что в третьем случае реальная разница не была получена за малочисленностью особей.

Здесь 7 выводков, ген зебра взят от Бионской породы, незебра от Японской бивольтинной, во всех случаях получен бо́льший вес шелка у зебра (все 7 самок Бионской, взятые для скрещивания, получены от одной пары), причем в № 2, 4 и 6, как видно из таблицы, имеется разница, почти равная тройной средней ошибке. В остальных четырех явное превышение в сторону зебра. Мы просуммировали все 7 выводков на основании предположения, что может быть нереальность разницы статистически объясняется малым количеством вариант и большой изменчивостью признака. Сводная 7 выводков дала большее количество шелка у зебра, больше чем в трое превосходящую среднюю ошибку, то же самое получено по двум выводкам с плодовитостью (из работы Косминского и Александрович-Шейко, 1934).

8. Зеленые и белые черви (v и V) (табл. 18)

От зеленой породы сложная комбинация. Как видно из таблицы, бо́льший вес шелка у белых червей, в 8 1 мы имеем реальную разницу в ту же сторону.

Таблица 18. ♀Vv × ♂vv (III хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		D	В какую сторону увеличение	
		V	v	V	v	mD	V	v
1	17.II.1933	59	83	204,19	179,34	3,32	+	—
2	18.II.1933	31	40	177,58	174,27		+	—
3	21.II.1933	20	17	185,70	177,41		+	—

9. Многолунность и нормальное число пятен (L и l) (табл. 19, 20, 21 и 22)

1. Ген L взят от Шенкуль, l—от Майелла. Уклонения все в сторону L, в № 2 имеем разницу в весе шелка в сторону L в 3 раза большую средней ошибки (4,19).

2. Ген L получен от расы Шенкуль, l—от Майелла и Японской бивольтинной. В 15 выводках, представленнных на таблице, мы видим довольно значительные колебания (№ 2, 5 и 14), но как в сторону L, так и 1.

3. Гены L и l взяты также от Шенкуль, l—от Майелла и Японской бивольтинной; в скрещиваниях взяты ♀ Японск. бивольт. × ♂ (Шенкуль и Майелла). Из таблицы видно превышение в сторону L, в № 1 довольно значительное.

4. Ген L от Шенкуль, l — от Майелла и Японской бивольтинной. Колебания как в ту, так и в другую сторону; реальной разницы нигде нет.

10. Трехлиночные и четырехлиночные (T^3 и T^4) (табл. 23, стр. 424 и 24, стр. 425). T^3 от Шантунг, T^4 от зеленой Кахетинской

Во всех выводках мы имеем разницу в весе оболочки, более чем в три раза превосходящую среднюю ошибку в пользу четырехлиночных.

Таблица 19. ♀ (Шенкуль×Майеллу)×♂Япон. бив. ♀L1 × ♂11 (IV хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение		D
		L	1	L	1	L	1	mD
1	26.1933	15	28	200,73	193,71	+	—	
2	28.1933	23	50	193,56±5,57	168,40±4,19	+	—	3,63
3	29.1933	20	44	203,55	198,89	+	—	
4	30.1933	74	86	195,62	186,65	+	—	

В этой таблице ввиду резко выраженного полового диморфизма, вычисления велись с разделением по полу. Здесь разница в весе оболочек в 10 и 13 раз превосходит среднюю ошибку.

Таблица 22. ♀ 23—а 1933 × ♂ 29 1933 ♀ 11 × ♂L1 (IV хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		L	1	L	1	L	1
1	8.II.1933	110	115	223,97	218,22	+	—
2	9.II.1933	56	59	208,21	210,22	—	+
3	10.II.1933	89	76	222,39	224,20	—	+
4	11.II.1933	67	55	226,91	217,53	+	—

Такую же резкую разницу мы видим и в других опытах 1933 г. (табл. 25, 26, стр. 426).

11. Горбатость (K) и негорбатость (K — нормальные возвышения на месте пятен) (табл. 27, стр. 426).

К сожалению, кладки с горбатыми червями почти совершенно вымерли, в приводимой кладке имеем небольшое превышение веса шелка в пользу горбатых.

12. Quail и нормальная окраска (q и Q) (табл. 27) Сложное скрещивание, q от Кахетинской

Из табл. 28 (стр. 426) видно, что бóльший вес шелка у q (перепелиной окраски), но разница очень незначительная и говорить о какой-либо связи нет оснований.

Таблица 20. ♀ (Шенкуль × Майеллу) × ♂ Японск. бивольт. ♀ (LL × ll) × ll. Многолунные и немноголунные (IV хромосома)

№	Выводок	Количество особей		L		l		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение
		L	l	M ± m	σ	M ± m	σ		mD	L	l	l : L
1	11.1932	21	17	134,15 ± 2,72	12,40	139,56 ± 7,60	31,35	5,41	0,67	—	+	100 : 96,2
2	13.1932	44	34	136,70 ± 2,66	17,65	128,40 ± 2,96	17,25	8,20	2,07	+	—	100 : 106,7
3	14.1932	18	18	143,05 ± 4,62	19,65	137,50 ± 3,20	13,55	5,55	0,98	+	—	100 : 104,0
4	15.1932	61	39	138,80 ± 2,79	21,80	134,80 ± 3,73	23,30	4,00	0,86	+	—	100 : 103,0
5	16.1932	70	37	132,43 ± 2,20	18,50	141,30 ± 3,45	21,05	8,87	2,17	—	+	100 : 93,0
6	18.1932	57	43	133,90 ± 2,45	18,45	128,20 ± 2,65	17,30	5,70	1,58	+	—	100 : 104,4
7	20.1932	28	32	138,75 ± 3,12	16,50	135,30 ± 3,80	21,55	3,45	0,70	+	—	100 : 102,5
8	21.1932	34	46	152,65 ± 3,75	21,90	145,00 ± 3,30	22,40	7,65	1,53	+	—	100 : 105,3
9	22.1932	20	21	148,00 ± 10,20	45,55	137,97 ± 5,10	23,25	19,17	1,74	—	+	100 : 85,5
10	23.1932	35	39	139,07 ± 3,95	23,25	131,10 ± 4,17	26,05	7,97	1,40	+	—	100 : 106,1
11	24.1932	60	51	157,50 ± 2,70	20,75	153,85 ± 2,35	16,90	3,65	1,02	+	—	100 : 102,4
12	25.1932	131	138	143,25 ± 1,69	18,45	145,80 ± 1,31	15,40	1,55	0,75	—	+	100 : 98,9
13	27.1932	133	148	134,85 ± 1,90	22,10	133,38 ± 1,95	23,65	1,47	0,50	+	—	100 : 101,1
14	28.1932	65	49	141,20 ± 4,50	18,20	128,70 ± 3,07	21,50	12,50	2,30	+	—	100 : 109,7
15	30.1932	14	15	148,65 ± 6,43	24,05	154,15 ± 7,30	28,50	5,50	0,60	—	+	100 : 96,3

Таблица 21. ♀ Японск. бивольт. × ♂ (Шенкуль × Майеллу) ♀ll × ♂ (LL × ll). Многолунные и немноголунные (IV хромосома)

№	Выводок	Количество особей		L		l		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение l : L
		L	l	M ± m		M ± m			mD	L	l	
1	31.1932	28	13	127,70±5,60	29,30	152,10±11,00	39,50	24,40	2,00	—	+	100 : 84,0
2	32.1932	89	98	157,78±2,00	19,30	159,70± 3,00	39,95	1,92	0,53	—	+	100 : 98,8

Таблица 23. ♀ (Шантунг × Зеленую Кахетинскую) × ♂ Японск. бивольт. ($T^3\,T^3 \times T^4\,T^4$) × $T^4\,T^4$. 4-линочные и 3-линочные (V хромосома)

№	Выводок	Количество особей		T^4		T^3		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение $T^3 : T^4$
		T^4	T^3	M ± m	σ	M ± m	σ		mD	T^4	T^3	
1	1.1932	75	46	142,50±2,15	18,40	109,77±2,15	15,15	32,72	10,76	+	—	100 : 129,8
2	2.1932	69	17	141,90±2,14	17,80	121,03±4,66	19,20	20,87	5,13	+	—	100 : 117,2
3	3.1932	94	34	148,25±2,10	20,00	121,10±1,80	10,50	26,19	9,57	+	—	100 : 121,4
4	4.1932	57	23	163,12±3,21	24,30	119,67±2,48	11,90	43,44	4,06	+	—	100 : 136,3
5	5.1932	38	19	144,87±3,16	19,45	107,78±3,65	15,85	37,10	7,70	+	—	100 : 134,4
6	6.1932	45	26	155,05±3,86	25,90	115,38±2,42	12,35	39,66	8,83	+	—	100 : 134,3
7	7.1932	45	17	156,10±5,10	33,60	113,40±4,63	19,50	42,20	6,12	+	—	100 : 137,6
8	8.1932	106	31	164,15±2,24	23,05	118,30±1,83	10,20	46,12	16,50	+	—	100 : 138,7
9	9.1932	103	45	169,65±2,57	26,10	119,50±2,27	15,20	50,15	13,77	+	—	100 : 141,1
10	Сводная	630	262	154,80±1,06	26,45	115,90±0,75	12,35	38,90	30,15	+	—	100 : 133,6

Таблица 24. ♀ (Шантунг × Зеленую Кахетинскую) × ♂ Японск. бивольт. ♀ (T^3T^3 × ♂ T^4T^4 × ♂ T^4T^4)
4-линочные и 3-линочные (V хромосома)

№	Выводок	Пол	Количество особей		T^4		T^3		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение $T^3 : T^4$
			T^4	T^3	M ± m	σ	M ± m	σ		mD	T^4	T^3	
1	17.1933	♀♀	43	48	194,00±3,61	23,00	143,85±3,65	16,90	50,15	10,26	+	—	100:134,9
2	17.1933	♂♂	46	59	190,00±3,47	23,30	134,62±2,30	17,50	55,38	13,31	+	—	100:141,8

Таблица 31. (♀ Pnpn × ♂ pnpn). Материал Л. С. Файнберг (X-хромосома)

№	Выводок	Количество особей		Черная бабочка		Белая бабочка		D	D	В какую сторону увеличение	
		Черная баб.	Белая баб.	M ± m	S	M ± m	S		mD	черная баб.	белая баб.
1	41ф.1932	47	46	170,00±3,10	21,10	165,70±4,00	27,70	1,30	0,26	+	—
2	39ф.1932	22	23	160,00±4,70	22,10	149,60±3,90	18,30	10,40	1,70	+	—
3	43ф.1932	57	61	145,50±2,30	18,40	145,10±2,20	17,60	0,40	0,12	+	—
4	38ф.1932	52	58	147,20±2,60	19,40	149,10±2,70	21,00	1,90	0,55	—	+
5	Смесь ф.1932	41	49	158,80±3,40	24,80	160,40±4,10	28,90	1,20	0,22	—	+

13. Прозрачность и непрозрачность (О и о). Сложное скрещивание, о — от породы зеленые черви

Здесь имеются уклонения как в ту, так и другую сторону, но связи между количеством шелка и данными признаками не замечается.

Таблица 25. ♀ (черн. баб.×17а) ♂ (T^3 T^3×T^4 T^4)×♀ T^4 T^4. 4-линочные и 3-линочные (V хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		T^4	T^3	T^4	T^3	T^4	T^3
1	3.II.1933	69	19	207,91	147,47	+	—
2	4.II.1933	99	31	195,90	136,10	+	—
3	5.II.1933	104	29	191,25	145,34	+	—
4	6.II.1933	92	22	244,73	171,45	+	—
5	7.II.1933	45	15	265,91	172,33	+	—

Таблица 26. $\left(\frac{6су}{17а} \times \frac{5ан}{11}\right)$ ♀ (T^3 T^3×T^4 T^4)×♂ T^4 T^4. 4-линочные и 3-линочные (V хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		T^4	T^3	T^4	T^3	T^4	T^3
1	26.II.1933	134	40	230,92	152,05	+	—
2	27.II.1933	209	51	217,93	160,20	+	—

Таблица 27. Горбатые и негорбатые К × кк (VI хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M/K	M/k	В какую сторону увеличение	
		K	k			K	k
1	88.1932	28	48	170,00	161,00	+	—

Таблица 28. (VII хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		Q	q	Q	q	Q	q
1	16.II.1933	20	17	237,50	238,41	—	+
2	17.II.1933	61	81	189,37	189,88	—	+
	18.II.1933	41	30	172,34	180,33	—	+
	19.II.1933	39	36	164,23	172,33	—	+

14. Рыжая и черная окраска червей (b и B). Сложное скрещивание, b от Аоджику — бивольтинной

Здесь вычисления велись с разделением по полу и мы имеем в № 1 небольшое превышение у самок в сторону B, тогда как у самцов в сторону b; имеется довольно значительное превышение в № 3 у самцов в сторону b, в № 4 у самок бо́льший вес у b, тогда как самцы имеют больший вес B. Говорить на основании этих данных о какой-либо связи между весом шелка и признаком не приходится.

Таблица 29. (♀ 34 × ♂ Прозрачного) ♀ Oo × ♂ oo (VIII хромосома)

№	Выводок	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
		O	o	O	o	O	o
1	12.1933	36	35	170,25	168,54	+	—
2	13.1933	70	69	169,03	172,27	—	+
3	14.1933	21	21	179,14	190,86	—	+
4	15.1933	20	23	189,00	187,87	+	—
5	16.1933	17	14	156,82	182,43	—	+

Таблица 30. (♀ Bb × ♂ bb) (IX хромосома)

№	Выводок	Пол	Количество особей		M		В какую сторону увеличение	
			B	b	B	b	B	b
1	48.1933	♀♀	37	33	181,10	180,91	+	—
2	48.1933	♂♂	33	17	162,73	198,23	—	+
3	49.1933	♂♂	10	5	210,70	246,60	—	+
4	50.1933	♀♀	19	18	204,26	213,33	—	+
5	50.1933	♂♂	24	26	191,12	185,23	+	—

15. Черные и белые бабочки (Pn и pn)

Материал взят у Л. С. Файнберг. Как видно из таблицы, уклонения есть как в ту, так и в другую сторону. Правда, большинство в сторону черных, но в 3 случаях разница ничтожна (1, 3, 4); уже эти данные говорят за то, что по количеству шелка черная бабочка не имеет преимуществ по сравнению с белой.

16. Приклеенная и неприклеенная грена (oa и Oa) (табл. 32, 33 и 34). Сложное сочетание Oa от Кахетинской породы

Скрещивание ставилось не специально, а обследовалось попутно, в данном случае были взяты те же кладки, что обследовались на трехлиночных и четырехлиночных и затем те и другие отдельно (табл. 33 и 34).

Как видно из табл. 32, колебания по весу количества шелка есть как в ту, так и в другую сторону, только в № 6 мы имеем разницу больше тройной ошибки в сторону неприклеенной грены.

Вычисления проведены только по четырехлиночным. Имеются колебания как в ту, так и в другую сторону; о каком-либо преимуществе по количеству шелка как у Oa, так и oa говорить не приходится.

Таблица 35

№	Выводок	Количество особей $T^4 : T^3$	Средний вес оболочки $T^4 : T^3$ (в %)
1	6.II.1933	4,18	142,7
2	27.II.1933	4,10	135,0
3	2.II.1932	4,06	117,2
4	3.II.1933	3,63	141,0
5	5.II.1933	3,59	131,6
6	8.II.1932	3,42	121,4
7	26.II.1933	3,35	151,9
8	4.II.1933	3,19	143,9
9	7.II.1933	3,00	160,0
10	3.II.1932	2,76	121,4
11	7.II.1932	2,53	137,6
12	4.II 1932	2,48	126,3
13	9.II.1932	2,29	141,1
14	5.II.1932	2.00	134,4
15	6.II.1932	1,73	134,3
16	1.II.1932	1,65	129,8
17	17.II.1933♂	0,90	134,9
18	17.II.1933♀	0,78	141,8

Вычисления велись на приклеиваемость и неприклеиваемость грены у трехлиночных; колебания как в ту, так и в другую сторону дали разницу, равную почти тройной ошибке (см. в № 8 и 9), но сказать что-либо определенное о связи количества шелка и данных признаков на основании этой таблицы нельзя.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из приведенных таблиц видно, что определенная постоянная связь между весом шелковой оболочки и исследуемым признаком обнаружена только в 1 случае: во всех скрещиваниях, где наблюдается расщепление на трехлиночных и четырехлиночных, вес шелка у трехлиночных значительно меньше.

Нам нужно выяснить, является ли связь между количеством линек безусловной или же в данных скрещиваниях мы имеем дело со сцеплением или с двойным действием гена. Разрешению этого вопроса без постановки добавочных скрещиваний помогает то обстоятельство, что доминантный в основном признак—трехлиночность—проявляется далеко не у всех особей.

Здесь по данным Огура (10) играют роль как генетические причины, так и влияние внешних условий. Интересно отметить, что скрещивания из одной и той же серии дали при повторной выкормке после искусственного оживления при ожидающемся расщеплении в отношении 1 : 1 избыток T^4, при весенней выкормке на следующий год кладка (к сожалению, только одна) из той же серии дала вполне нормальные отношения, даже с некоторым избытком T^3, что быть может объясняется большей смертностью T^4 ввиду большей продолжительности их развития (в конце выкормки наблюдались заболевания). Во всяком случае в наших скрещиваниях, кроме одного выводка, везде замечался избыток T^4.

Если бы мы имели дело с локализацией гена, уменьшающего количество шелка в хромосоме с геном T^3, или же с двойным действием гена T^3 („независимо“ на количество линек×на количество шелка), то мы должны были ожидать среди четырехлиночных с генотипом $T^3 T^4$ особей с легким коконом.

Таблица 32. ♀ (Шантунг × Зеленую Кахетинскую) × ♂ Японск. бивольт. ♀ (оа оа × Оа Оа) × ♂ оа оа. 4-линочные и 3-линочные. С приклеивающейся и неприклеивающейся греной (XI хромосома)

№	Выводок	Количество особей		оа		Оа		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение оа : Оа
		оа	Оа	M ± m	σ	M ± m	σ		mD	оа	Оа	
1	1.1932	27	33	138,79±4,76	24,75	128,10±4,40	25,30	10,69	1,63	+	—	100 : 108,3
2	2.1932	20	16	137,76±5,05	22,55	148,44±5,28	21,15	10,67	1,46	—	+	100 : 92,9
3	3.1932	32	30	142,50±4,85	26,50	144,35±4,75	26,05	1,85	0,27	—	+	100 : 101,2
4	4.1932	11	20	156,15±9,85	32,70	157,50±7,90	35,30	1,35	0,11	—	+	100 : 100,8
5	5.1932	8	14	144,37±8,70	25,20	138,93±5,34	20,00	5,44	0,53	+	—	100 : 96,2
6	6.1932	11	17	129,32±5,52	18,80	159,95±7,15	29,35	30,63	3,39	—	+	100 : 123,7
7	7.1932	8	10	161,25±8,65	24,55	166,50±8,65	27,35	5,25	0,43	—	+	100 : 103,2
8	8.1932	25	27	157,70±7,09	35,50	169,35±6,43	33,45	11,65	1,28	—	+	100 : 107,4
9	9.1932	22	17	159,95±5,02	23,60	164,55±8,00	32,90	4,60	0,49	—	+	100 : 102,9

Таблица 33. ♀ (Шантунг × Зеленую Кахетинскую) × ♂ Японск. бивольт. ♀ (оа оа × Оа Оа) × ♂ оа оа. 4-линочные. С приклеивающейся и неприклеивающейся греной (XI хромосома)

№	Выводок	Количество особей		оа		Оа		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение оа : Оа
		Прикл. оа	Неприк. Оа	M ± m	σ	M ± m	σ		mD	оа	Оа	
1	1.1932	18	20	153,35±3,80	16,05	144,50±3,83	17,15	8,85	1,64	+	—	100 : 106,1
2	2.1932	16	15	141,87±4,16	16,70	150,50±6,50	20,20	8,62	1,12	—	+	100 : 94,3
3	3,1932	19	23	155,45±5,17	22,50	153,15±4,50	21,55	2,30	0,43	+	—	100 : 101,5
4	4.1932	7	13	178,21±8,87	23,45	177,50±7,41	26,70	0,71	0,07	+	—	100 : 100,4
5	5.1932	6	8	155,00±9,07	19,05	153,75±3,83	10,85	1,25	0,13	+	—	100 : 100,8
6	6.1932	4	14	147,50±9,15	18,30	168,93±5,75	21,50	21,43	1,90	—	+	100 : 87,3
7	7.1932	6	8	188,33±4,96	12,15	176,25±7,40	21,00	8,16	0,92	—	+	100 : 95,6
8	8.1932	16	22	177,81±7,20	28,90	181,59±2,32	10,90	3,78	0,05	—	+	100 : 97,9
9	9.1932	15	12	172,85±5,35	14,60	183,75±3,57	12,85	7,90	1,53	—	+	100 : 94,1

Таблица 34. ♀ (Шантунг × Зеленую Кахетинскую) × ♂ Японск. бивольт ♀ (оа оа × Оа Оа) × ♂ оа оа. С приклеивающейся и с неприклеивающейся геной, 3-линочные. (XI хромосома)

№	Выводок	Количество особей		оа		Оа		D	D	В какую сторону увеличение		Отношение
		оа	Оа	M ± m	σ	M ± m	σ	D	mD	оа	Оа	оа : Оа
1	1.1932	9	13	109,70± 2,57	7,70	103,65±3,60	12,90	6,05	1,37	+	−	100 : 108,0
2	3.1932	13	7	120,19± 4,66	16,80	115,35±6,25	16,55	4,84	0,62	+	−	100 : 104,1
3	4.1932	4	7	120,00± 4,45	8,90	120,36±4,00	10,60	0,36	0,06	−	+	100 : 98,0
4	5.1932	6	7	116,66±10,10	24,70	118,93±3,56	9,40	2,26	0,21	−	+	100 : 98,0
5	6.1932	7	3	118,93± 3,10	8,20	114,15±3,51	6,05	4,78	1,02	+	−	100 : 104,2
6	7.1932	2	2	127,50± 7,00	9,90	122,50±7,00	9,90	5,00	0,50	+	−	100 : 113,4
7	8.1932	9	5	124,15± 4,20	12,60	109,50±2,60	5,80	14,65	2,96	+	−	100 : 113,4
8	9.1932	7	5	131,78± 1,10	14,60	115,50±6,05	13,55	16,28	2,64	+	−	100 : 114,1

Это должно было привести к уменьшению разницы между средним весом трех- и четырехлиночных, причем эта разница должна быть тем меньше, чем больше четырехлиночных. Однако приведенные на табл. 35 данные показывают, что такой закономерности не наблюдается. Правда, если мы расположим наши выводки по отношениям числа особей T^3 к T^4, начиная от самого большого, и сравним с соответствующими отношениями по среднему весу T^4 и T^3, то мы увидим, что наименьшая разница в весе встречается при сравнительно большом относительном количестве T^4 (табл. 35, № 3), но при наименьшем количестве T^4 разница нередко меньше, чем в ряде выводков, где относительное количество T^4 значительно больше. Интересно отметить, что при полном проявлении T^3 (табл. 35, № 17), получаются отношения, в весе близкие к средним при неполном проявлении. Вычисление показывает, что коэфициент корреляции между этими двумя рядами ничтожен по величине (0,0612) и притом положительный, а не отрицательный.

Далее, если действительно высказанное выше предположение правильно, то, построив кривую по весу коконов трех- или четырехлиночных, мы, в случае большой разницы в числе тех и других, должны ожидать у четырехлиночных двухвершинную кривую, резко отличную от кривой при нормальном отношении трехлиночных к четырехлиночным, причем левая вершина этой кривой должна совпадать с вершиной кривой трехлиночных. Из приводимых кривых мы видим, что во всех случаях получаются многовершинные кривые, но совпадения вершин T^3 и левой вершины T^4 не наблюдается. Если мы даже видим небольшую вершину кривой четырехлиночных вблизи вершины трехлиночных, то она значительно меньше ожидаемой при том предположении, что четырехлиночные генотипа T^3 T^4 должны иметь тот же вес, что и трехлиночные.

Таким образом, повидимому, мы здесь имеем дело с прямой зависимостью между числом линек и количеством шелка. В чем может заключаться эта зависимость? Трехлиночные не только обладают меньшим количеством шелка, но и средний вес их значительно меньше, чем у четырехлиночных. Возможно, это зависит от меньшего срока развития трехлиночных.

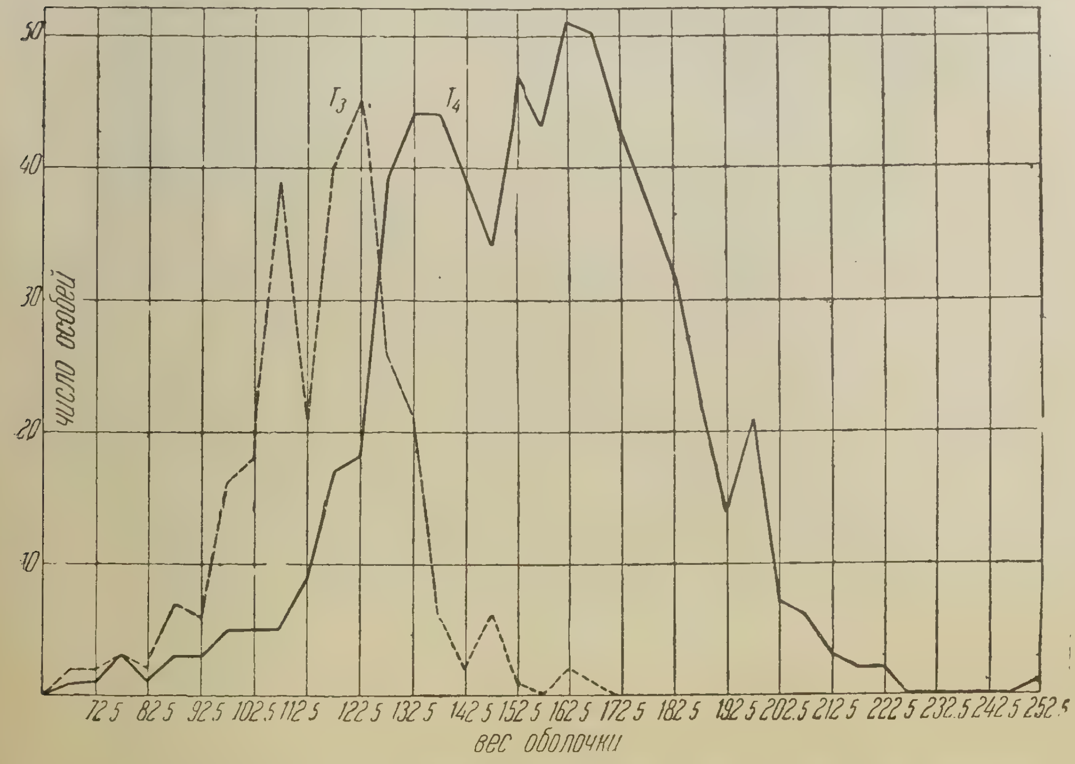


Рис. 1. Сравнение веса шелковой оболочки 4-линочных и 3-линочных выводков №№ 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 и 9 1932 г. T^4—630, T^3—262

Возникает вопрос, существует ли какая-либо зависимость между разницей в сроках развития и разницей в количестве шелка. Наблюдений над отдельными червями не производилось, и мы можем привести только сроки от выхода червей до начала завивки.

Таблица 36

Выводок №	Разница в весе шелковой оболочки в % к весу шелка трехлиночных	Разница в продолжительности развития в днях
2	17,2	1
3	21,4	1
1	29,8	2
6	34,3	3
5	34,4	3
4	36,3	3
7	37,6	3
8	38,7	3
9	41,1	3

Из приведенной таблицы мы видим, что чем меньше разница в сроках развития трехлиночных и четырехлиночных, тем меньше разница и в весе шелка. Более сильная разница в весе шелка замечается лишь в тех выводках, где разница в сроках развития равняется трем дням.

Таким образом, сокращение числа линек влияет на продолжительность развития; меньший срок развития червя приводит к меньшему размеру бабочки, а это связано с рядом других признаков, именно: с меньшим количеством шелка и с меньшим количеством откладываемой грены (см. Канитано, 1927, Юччи, 1926, Косминский и Александрович-Шейко, 1934).

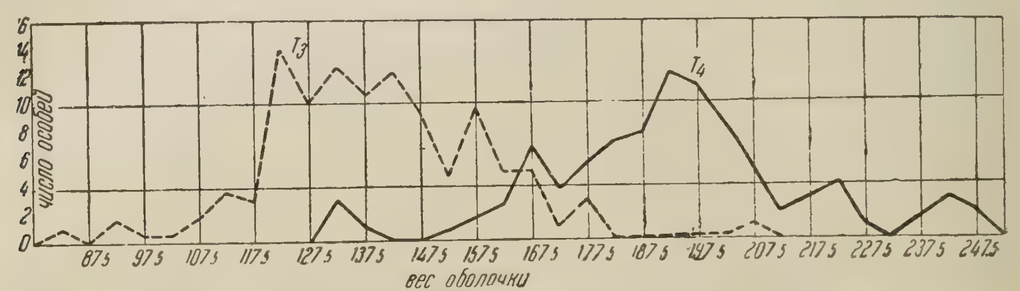


Рис. 2. Сравнение веса шелковой оболочки 4-линочных и 3-линочных выводков № 17, июль 1933 г. T^4—89, T^3—110

Во всех прочих случаях мы видим при разнице в количестве шелка между исследуемыми группами колебания в ту и другую сторону, причем в большинстве случаев замеченная разница не является реальной. Это указывает на отсутствие прямой связи между исследуемыми признаками и количеством шелка. Но в некоторых отдельных скрещиваниях, как видно из приведенных таблиц, имеется реальная раз-

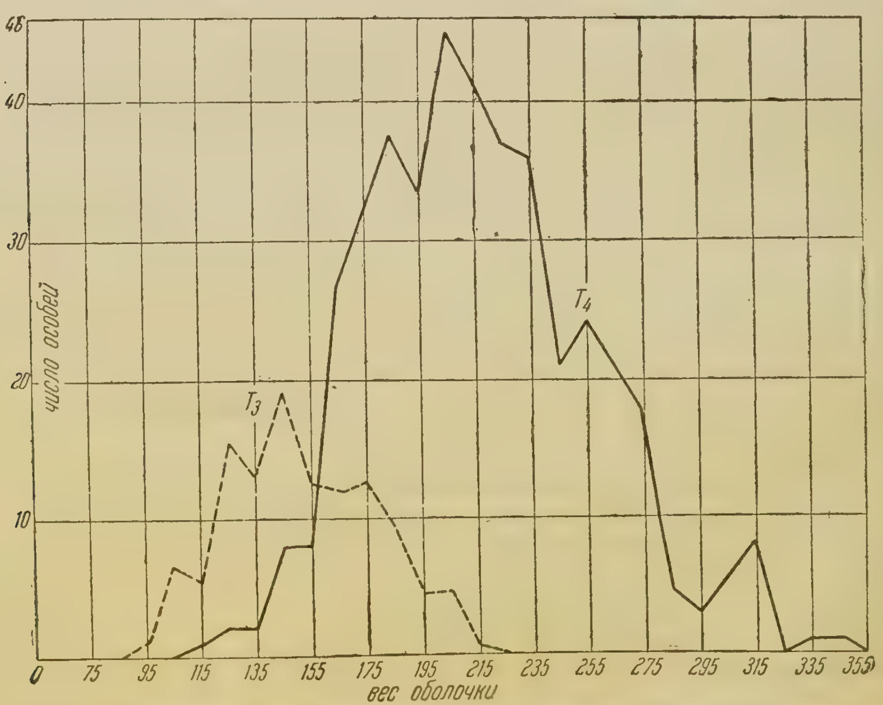


Рис. 3. Сравнение веса шелковой оболочки 3-линочных и 4-линочных выводков № 3, 4, 5, 6, 7 II.1933 г. T^4—409, T^3—116

ница, кроме этого в определенных сериях скрещиваний наблюдается известная закономерность в разнице в весе шелка исследуемых партий. Эти случаи нужно будет рассмотреть подробнее.

II хромосома.

В скрещиваниях (Зеленая × Бионскую) × Японск. бивольт., где Бионская является наиболее обильной шелком породой, получено

большее количество шелка от группы p. В данном случае P были генетически Pp, причем одна II хромосома с P от Бионской, а другая с p от Японской бивольтинной. У p одна II хромосома от Зеленой, а другая от Японской бивольтинной.

В серии однородных скрещиваний (табл. 4) при расщеплении M и m во всех случаях (кроме самок кладки 9.II.1933) коконы, полученные от m, содержат больше шелка, хотя в каждом отдельном выводке разница невелика и статистически не достоверна.

В скрещивании Туркестанской с Массура, где S от Туркестанской, а s от Массура, а другая II хромосома у обеих партий от Японской бивольтинной, обнаружена реальная разница в весе оболочки кокона в пользу striped.

Если закономерность в табл. 4 не является случайной, то меньший вес шелка у особей типа M вполне объясним, так как II хромосома с геном M получена от расы Шенкуль, а это самая легкая из введенных в это скрещивание рас.

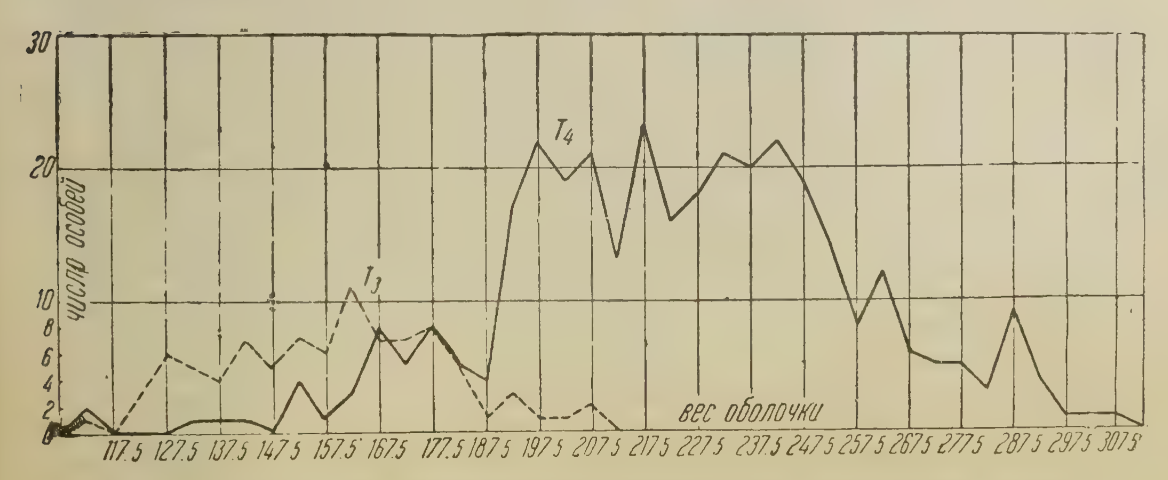


Рис. 4. Сравнение веса шелковой оболочки 3-линочных и 4-линочных кладок 26 и 27.II.1933 г. T^4—343, T^3—90

Несколько неожиданным является для нас избыток в весе у типа p при скрещивании (Зел. × Бионск.) × Японск. бивольт.; особи типа p имеют II хромосому от Зеленой (легкой) породы, а типа P от Бионской (тяжелой). Таким образом, получается, что наличие II хромосомы от тяжелой породы не увеличивает, а уменьшает вес. Однако это не является невероятным, если мы примем во внимание, что ни Бионская порода не является самой тяжелой, ни Зеленая (отродье бивольтинной) не является самой легкой. Следовательно, нужно предполагать, что у Бионской расы, равно как у Зеленой имеются как „тяжелые", так и „легкие" гены, но у Бионской их больше. Допустимо, что как раз у Зеленой во II хромосоме имеется „тяжелый" ген (гены), и у Бионской „легкий" („легкие").

В другом случае при аналогичном скрещивании (расщепление на желто- и белокровных) мы обнаружили также реальную разницу при разделении на группы по II хромосоме (табл. 11, № 2, 4, 8), причем, однако, в обоих случаях разница была в пользу особей, имеющих II хромосому от Японской (№ 2), а в двух случаях от Зеленой (№ 4 и 8). Таким образом, в этом случае наличие II хромосомы от Бионской уже не уменьшает вес, но увеличивает шелка.

Как объяснить это противоречие? Как видно из других скрещиваний, II хромосома не является решающей в определении разницы в весе шелка Зеленой и Бионской (табл. 11, № 3 и 7); поэтому допу-

стимо, что как в Бионской, так и в Зеленой расе имеются особи со II хромосомой, содержащей или „тяжелый“ или „легкий“ ген.

Мы отмечаем реальную разницу между двумя исследуемыми группами еще в одной серии скрещиваний, где идет расщепление на striped и moricaud (скрещивание с Туркестанской и Массура), причем striped были желтокровными, а moricaud белокровными. По нашим данным порода Массура тяжелее Туркестанской, однако наличие II хромосомы от Туркестанской породы вызвало реальное увеличение количества шелка. Обе эти породы принадлежат к наиболее тяжелым. Поэтому вполне допустимо наличие гена, увеличивающего вес шелка во II хромосоме у Туркестанской, и отсутствие его у Массура при общем бо́льшем числе генов, влияющих на увеличение количества шелка у Массура.

Реальная разница обнаружена нами еще в нескольких случаях при расщеплении на желто- и белокровных, такая разница или близкая к ней отмечена в некоторых случаях, когда расщепление зависит не только от генов II хромосомы (У и у), но и от генов I и i расщепление в отношении 3 : 1 Уyti $\times$ yiyi = Уtyi (белокр.) + Уiyi (желт.) + ytyi (белокр.) + yiyip (белокр.)

Таким образом, можно предполагать, что здесь причиной разницы может явиться не II хромосома, а хромосома, содержащая ген i.

Однако пока воздержимся от такого утверждения, ибо во всех случаях, когда такое расщепление происходит, нам приходится делить червей на неравные партии (желтокровных меньше). Хотя деление происходило и на поздней стадии и кормление велось с избытком, но не исключается возможность, что у белокровных после вечерней покормки (когда делался перерыв на ночь) к утру наблюдалась несколько раньше нехватка корма, чем у желтокровных. Нам известно, какое огромное влияние оказывает кормление в дни, предшествующие завивке кокона, на количество шелка.

В скрещиваниях по III хромосоме мы обнаружили реальную разницу в пользу „незебра“ (*z*) в серии скрещиваний, где III хромосома была от расы Майелла и от Китайской золотой (табл. 16), причем все три выводка из этих серий дали везде разницу в пользу незебра.

В другом случае, где III хромосома была от Зеленой и от Бионской расы (табл. 17), хотя нигде не было обнаружено реальной разницы, но во всех 7 выводках этой серии наблюдалась разница в одну и ту же сторону, именно в пользу зебра.

Сводная таблица по всем 7 выводкам дает уже реальную разницу.

Это заставляет нас предполагать локализацию одного (или нескольких) из генов, влияющих на количество шелка в III хромосоме, причем у Китайской золотой и у Бионской были гены, вызывающие увеличение веса шелка. Хотя Китайская золотая и легче по шелку, чем Майелла, но эта разница не так уже велика, и вполне допустимо предположение, что у Китайской золотой в III хромосоме был „тяжелый“ ген (гены), а у Майелла „легкий“.

В других скрещиваниях (табл. 13 и 14) мы иногда находим также большую разницу, близкую к тройной ошибке, причем эта разница наблюдается даже в одной и той же серии скрещиваний и в ту и в другую сторону (табл. 13, № 2, 6 и № 14).

При исследовании III хромосомы по гену v также замечается разница в сторону V во всех скрещиваниях, причем в одном случае она реальна. В данном скрещивании (сложная комбинация) все введенные в скрещивание породы с V тяжелее, чем Зеленая.

Наконец, еще в 1 случае обнаружена реальная разница — это в скрещиваниях для исследования L (IV хромосома). В одной серии скрещиваний, где L от породы Шенкуль, а l от породы Майелла, везде получена разница в сторону L (табл. 19), причем в 1 случае она реальна. Шенкуль более легкая порода, однако не самая легкая, равно как Майелла не самая тяжелая. В другой серии аналогичных скрещиваний (табл. 20) мы получили разницу в ту и другую сторону.

Мы видим, что в огромном большинстве случаев получаются колебания в ту и другую сторону и только отдельные выводки дают реальную разницу. Поскольку во всех случаях (кроме расщепления по i) у нас обе партии были равны, объяснить эту разницу неравномерным кормлением нельзя. Весьма вероятно, что в этих случаях мы имеем дело со сцеплением, но обнаруженные нами гены не являются основными, определяющими разницу в количестве шелка у исследуемых пород. Мы видели, что в ряде случаев наблюдается изменение в весе в сторону партии, где отобраны особи, обладающие определенной хромосомой более легкой породы. Для более детального обследования этого вопроса нам необходимо взять для скрещивания породы, с одной стороны, с наибольшим весом кокона из имеющихся у нас, и с другой—с наименьшим.

Для проверки, имеются ли во II хромосоме гены, влияющие на количество шелка, всего лучше было бы поставить скрещивания расы Багдад (наиболее тяжелая), среди которой нередки формы moricaud (M—II хромосома) и zebra (Z—III хромосома) с рядом самых легких пород.

Сигнальный ген для IV хромосомы имеется, к сожалению, у нас только у расы Шенкуль (L—многолунность), одной из легких пород.

Этим разрешение вопроса несколько усложняется. Результаты исследования гибридов первого поколения, как указано выше, говорят за то, что гены, определяющие увеличение количества шелка, являются или доминатными, или же имеется промежуточное наследование. Здесь в случае доминирования гена, определяющего увеличение количества шелка, вопрос оказывается более сложным, так как для получения расщепления на L и l гибрида пришлось бы скрещивать с тяжелой породой. В данном случае (с некоторым риском) можно бы поставить скрещивание не с родительским рецессивом (с тяжелой породой), а с какой-нибудь из самых легких пород с геном l (например Японская бивольтинная.

Выводы

1. Исследование показало, что только в 1 случае наблюдается постоянная связь между нейтральным признаком и количеством шелка. Это признак трехлиночности, всегда связанный с уменьшением количества шелка.

2. В этом случае мы имеем дело с безусловной связью, так как у особей четырехлиночных генотипа T^3 T^4 наличие хромосомы с геном T^3 влияния на количество шелка не оказывает.

3. Меньшее количество шелка, очевидно, связано с меньшим периодом развития у трехлиночных, что влечет за собой уменьшение общего веса бабочки, а в связи с этим меньшее количество шелка и грены.

4. В ряде выводков наблюдалась реальная разница по весу шелка между сравниваемыми партиями, причем во многих случаях разница была в пользу групп, имеющих исследуемую хромосому от исходной формы и обладающих более легким весом шелка.

5. Повидимому, гены, определяющие количество шелка, локализованные в исследуемых хромосомах, не являются решающими в определении разницы в весе исходных пород, взятых для скрещивания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Косминский П. А. и Александрович-Шейко В. М., Связь между «нейтральными» признаками и плодовитостью, Зол. журн., т. XIII, вып. 3, 1934.—2. Косминский П. А. и Шрагина Б. Р., Связь между „нейтральными" признаками и жизнеспособностью, Зоол. журн., т. XII, вып. 2, 1933.—3. Косминский П. А., Гены тутового шелкопряда, Журн. экспериментальной биологии, т. VII, вып. 1, 1931.—4. Косминский П. А., Гены третьей хромосомы.—5. Косминский П. А., Различное выражение горбатости червей, Зоол. журн., т. XI, вып. 3—4, 1932.—6. Косминский П. А., Связь между окраской червей и жизнеспособностью, „Шелководство", № 11, 1932. –7. Говорова Т. А., Независимые группы генов у тутового шелкопряда, Зоол. журн., т. XI, вып. 3—4, 1932.—8. Canitano D., Studi statistici sulla dimensione delle uova nella 2-e generazione, Boll. Staz. Ascoli Piceno, 6, 1927.—9. Jucci C., Lo Titto A., Correlazione tra caratteri dello sviluppo larvale e caratteri dell'ovificazione, Boll. Soc. Naz. Napoli, 39, 1926.—10. Ogura S., Erblichkeitstudien am Seidenspinner Bombyx mori L. Genetische Untersuchung der Häutung, Zeitschr. ind. Abstammungs-u. Vererbungsl., I. Teil, Bd. 61., H. 3—4, 1932; II. Teil, Bd. 64, H. 3—4, 1933.

BEITRÄGE ZUR GENETIK DES SEIDENSPINNERS

XV. ZUSAMMENHANG ZWISCHEN NEUTRALEN MERKMALEN UND SEIDENQUANTUM

M. M. Ssirotkina

Zusammenfassung

1. Die Untersuchung hat gezeigt, dass nur in einem Fall ein beständiger Zusammenhang zwischen einem neutralen Merkmal und dem Seidenquantum besteht. Das Merkmal, das immer mit einer Verminderung des Seidenquantums verbunden ist, ist die dreimalige Häutung.

2. Wir haben es hier mit einer zweifellosen gegenseitigen Abhängigkeit zu tun, da bei Exemplaren des Genotypus T^3 T^4 mit viermaliger Häutung das Vorhandensein von Chromosomen mit dem Gen T^3 keinen Einfluss auf das Seidenquantum hat.

3. Das geringere Quantum an Seide steht offenbar in Zusammenhang mit der kürzeren Entwicklungsperiode bei dreimaliger Häutung, wodurch das allgemeine Gewicht des Falters geringer wird und im Zusammenhang damit auch das Quantum an Seide und an Eiern vermindert wird.

4. In einer Reihe von Zuchten konnte ein realer Unterschied im Seidengewicht bei den zur Vergleichung entnommenen Partien konstatiert werden, wobei in vielen Fällen der Unterschied zu Gunsten der Gruppe ausfiel, in der das zur Untersuchung gelangte Chromosom von einer Ausgangsform mit geringerem Seidenquantum herrührte.

5. Die das Seidenquantum bestimmenden, in den zur Untersuchung gelangenden Chromosomen lokalisierten Gene sind anscheinend nicht ausschlaggebend für die Bestimmung des Gewichtsunterchiedes bei den zur Kreuzung genommenen Ausgangsrassen.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

ПРЕЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ОТБОР У ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА (Bombyx mori L)

Ф. А. Турдаков

Из Научно-исследовательского института биологии при Узбекистанском государственном университете, Самарканд

Изучая жизнеспособность гусениц тутового щелкопряда в зависимости от величины произведших их яиц, я столкнулся с интересным фактом очень рано начинающейся „борьбы за жизнь“ и сопровождающим эту борьбу закономерным отбором, действующим в интересах расы и вида.

Несколько кладок яиц Багдадской белой расы, заранее промеренных по длине наибольшего диаметра (D) и распределенных на вариантные группы, оживлялись весной 1933, 1934 и 1935 гг. в намеренно не оптимальных условиях температуры и влажности (средняя температура инкубации 16,4°, средняя влажность 50%). Каждая вариантная группа яиц хранилась и инкубировалась изолированно, но в идентичных условиях в одно и то же время. Результаты оживления следующие:

Таблица 1. Опыты 1933 г.

D	Кладка № 1			Кладка № 2		
	a	b	c	a	b	c
155	24	12	50,0	—	—	—
150	219	119	54,3	12	8	66,7
145	273	207	75,8	129	102	79,1
140	195	145	74,4	130	81	62,3
135	33	18	54,5	41	33	80,5
130	26	9	34,6	34	15	44,1
125	—	—	—	16	1	6,3
120	—	—	—	—	—	—
110	—	—	—	13	0	0
	770	510	66,2	375	240	64,0

Опыты 1934 г.

D	Кладка № 3			Кладка № 4			Кладка № 5			Кладка № 6		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
155	—	—	—	—	—	—	1	0	0	—	—	—
150	7	1	14,3	—	—	—	30	27	90,0	—	—	—
145	28	22	78,6	28	9	32,1	42	34	81,0	27	14	51,9
140	273	237	86,8	288	118	41,6	516	462	89,5	269	152	56,5
135	75	53	70,7	109	15	13,8	10	8	80,0	71	4	5,6
130	95	75	78,9	35	2	5,7	5	1	20,0	4	0	0
125	3	1	33,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	481	38,9	80,9	460	144	31,3	604	532	88,1	371	170	45,8

Условные обозначения. D—длина яйца в декамикронах; a—количество яиц в группе; b—число вылупившихся червей; c—процент оживления.

Суммарные данные за 1933 и 1934 гг.

D	155	150	145	140	135	130	125	120 110	Сумма
a	25	268	527	1671	339	199	19	13	2768
b	12	155	388	1195	141	102	2	0	1779
c	48,0	57,8	73,6	71,5	41,6	51,3	10,5	0	64,3

Опыты 1935 г.

D	Кладка № 8			Кладка № 12			Кладка № 13			Кладка № 17			Кладка № 16		
155	12	8	67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
150	33	14	42,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
145	10	6	60,0	—	—	—	15	9	60,0	—	—	—	—	—	—
140	81	62	76,5	79	59	74,7	197	162	82,2	—	—	—	7	6	85,7
135	29	12	41,4	96	51	52,5	54	35	64,8	—	—	—	18	15	83,3
130	111	84	75,7	92	36	39,1	160	42	26,1	90	57	60,3	76	67	88,1
125	16	4	25,0	4	1	25,0	1	0	0	40	25	62,5	32	24	75,0
120	1	0	0	—	—	—	—	—	—	122	35	28,7	55	32	58,2
115	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	0	0	—	—	—
110	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

D	Кладка № 18			Кладка № 19			Кладка № 9-а			Кладка № 9			Кладка № 14		
150	21	14	66,7	19	9	47,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
145	79	60	75,9	66	60	83,9	36	28	77,8	—	—	—	8	8	100
140	82	67	81,8	98	82	83,7	167	135	80,8	7	1	14,3	117	75	64,1
135	64	14	21,9	24	19	79,2	105	56	53,3	12	3	25,0	102	93	91,2
130	17	1	5,9	—	—	—	130	4	3,1	23	2	8,9	100	63	63,0
125	—	—	—	1	0	0	—	—	—	27	0	0	37	8	21,6
120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	0	0	—	—	—

(Продолжение см. стр. 440)

Очевидный вывод из таблицы— в наибольшем проценте черви выходят из яиц средних размеров. Момент выклеивания яйца, связанный с прогрызанием плотной хориониновой оболочки, является испытанием жизнеспособности червя.

Из этой же таблицы видно, что в 15 кладках из 20 наивысшую жизнеспособность (процент вылупления) обнаруживают яйца, главным образом, модальных размеров. Этот интересный факт сопровождается другим не менее важным и интересным явлением. В 11 кладках из 20 модальными являются варианты 150, 140 и 130 декамикронов. В некоторых кладках, даже не будучи модальными, эти варианты дают максимум оживления червя (кладки №№ 5, 10, 15, 24).

Ниже мы убедимся, что это не простая случайность. Более того, перемещение мод в соседние варианты, например, в кладках №№ 1 и 2, можно приписать тому, что они были измерены не синхронно с другими. Время измерения играет большую роль в получении сравнимых результатов—в этом я убедился, работая по изменчивости величины грена (4). Начиная от момента откладки, грена изменяет закономерно свою форму: толщина ее уменьшается, а параметры длины и ширины компенсаторно увеличиваются в течение всей диапаузы. Ко времени инкубации увеличение длины, например, может достигнуть нескольких процентов (с 141,8 до 148,7 в одном случае, с 138,5 до 145,5 декамикрон в другом и т. д.). Наиболее сравнимые результаты получаются при измерении грены через 4—5 месяцев после откладки или уже во время инкубации, так как в оба эти срока грена практически одинакова по величине (за инкубацию она несколько уменьшается в длину и ширину). Кладки №№ 1 и 2 измерены поздней зимой, следовательно, моды, вероятно, переместились при общем увеличении грены.

Таблица 2. Жизнеспособность яиц, отложенных бабочками, личинки которых кормились 1 раз в день

Варианты	Кладка № 11			Кладка № 21			Кладка № 22			Кладка № 23			Кладка № 24			Кладка № 26			Сумма всех кладок		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
150	11	1	9,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	1	9,1
145	21	1	4,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	0	0	28	1	3,6
140	137	3	2,2	16	2	12,5	—	—	—	16	8	50	31	31	100	50	21	42,0	250	65	26,0
135	66	0	0	25	0	0	5	0	0	27	0	0	46	20	43,5	51	11	21,6	220	31	14,1
130	96	0	0	50	0	0	52	1	1,9	19	0	0	36	2	5,6	46	2	5,0	393	5	1,3
125	4	0	0	17	0	0	20	0	0	3	0	0	24	1	4,4	6	0	0	74	1	1,3
120	—	—	—	—	—	—	14	0	0	—	—	—	2	0	0	—	—	—	14	0	0
115	—	—	—	—	—	—	7	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	0	0
	335	5	1,5	108	2	1,9	98	1	1,0	65	8	12,3	139	54	38,2	160	34	21,3	—	—	—

D	Кладка № 20			Кладка № 10			Кладка № 15			Кладка № 24		
150	15	7	46,7	5	3	60,0	—	—	—	—	—	—
145	39	22	54,4	33	20	60,6	—	—	—	—	—	—
140	33	12	33,4	48	37	77,1	14	14	100	31	31	100
135	20	2	10,0	44	38	86,4	18	14	77,8	46	20	43,5
130	15	0	0	5	5	100	85	45	52,3	36	2	5,6
125	24	1	4,2	—	—	—	15	2	13,3	24	1	4,4
120	—	—	—	—	—	—	68	1	1,5	2	0	0
115	—	—	—	—	—	—	6	0	0	—	—	—

Околомодальные по величине яйца менее жизнеспособны. Не подлежат исключению и самые крупные яйца. Особенно значительно снижается процент оживления в мелких вариантах. Длину яйца в 120 декамикрон можно считать пороговой. Более мелкие яйца не оживают совсем (рис. 1).

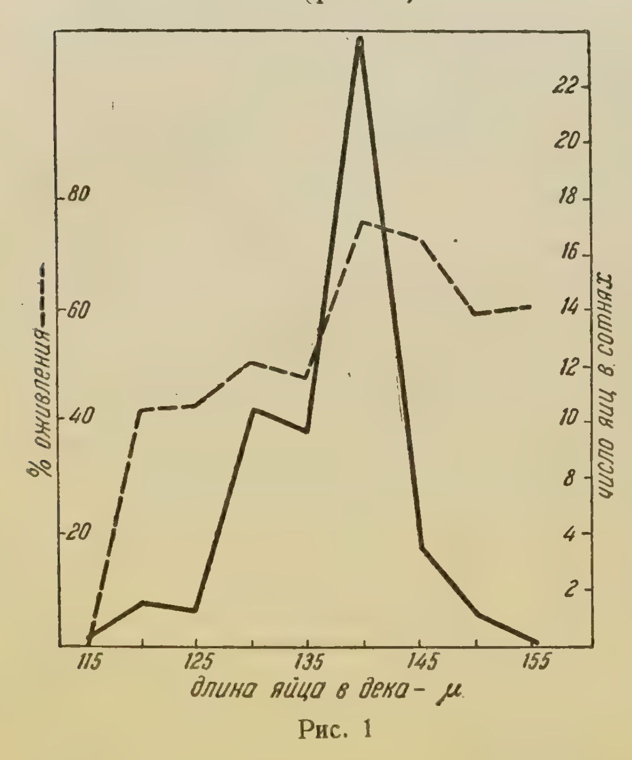


Рис. 1

Приведу некоторые данные в пользу того, что именно яйца в 150, 140 и 130 декамикрон (наиболее типичные стандартные моды багдадской и других рас) отличаются наивысшей жизнеспособностью. При голодании в личиночной стадии (о чем подробнее ниже) бабочки откладывают мелкие яйца, оживляемость которых в соответствии с вышеизложенным должна снижаться. Так и случилось в моем опыте 1935 г.

При общем снижении жизнеспособности „голодавших" яиц „стандартно" модальные яйца, особенно варианты 140 декамикрон, обнаруживают ясное преимущество перед другими при вылуплении червячков из оболочек.

Впрочем момент вылупления является только наиболее ярким внешним выражением процессов, происходящих ранее, логическим неизбежным завершением их, своего рода балансом предыдущего этапа развития яиц. Однако различие в жизнеспособности яиц и червей обнаруживается и до и после вылупления. В табл. 3 суммированы наблюдения, показывающие, на каких стадиях происходит остановка развития. Число оплодотворенных яиц в вертикальных группах принято за 100%.

Первая серия кладок (№№ 4 и 6) выделена мною, потому что эти кладки, повидимому, имеют летальные гены, так как при одинаковых с серией „b" условиях питания и инкубации дали исключительно низкий процент оживления. Однако в этих кладках, как и в следующей „нормальной" серии, смертность зародышей на всех стадиях коррелируется величиной яйца, что особенно четко выступает на более ранних стадиях развития.

Весьма симптоматично сходство в поведении летальных кладок (ср. табл. 3) с кладками, поврежденными голоданием. Измельчав-

Таблица 3

Длина яйца	Число оплодотв. яиц	Развилось в % до стадии [1]					Вышло бабочек
		1	2	3	4	5	
а) Летальные кладки № 4 и № 6 (из табл. 1)							
145	55	98,2	89,1	80,0	41,9	28,1	0
140	557	97,5	84,4	73,2	48,5	18,1	0
135	180	93,9	54,9	36,1	10,1	1,1	0
130	39	84,6	53,7	30,8	5,1	0	0
Всего . .	831	96,1	76,8	63,7	37,8	14,3	0
б) Нормальные кладки № 3 и № 5 (из табл. 1)							
150	38	100	100	97,4	81,6	60,5	15,8
145	70	100	97,1	97,1	80,0	59,3	20,9
140	789	100	99,1	98,0	86,6	64,5	34,3
130	85	100	97,6	97,6	71,8	45,9	18,8
130	100	100	94,0	89,0	76,0	46,0	32,0
125	3	100	33,3	33,3	0	0	0
Всего . . .	1085	100	98,2	96,9	85,1	69,1	31,7

шие при голодании производительниц, яйца почти в точности повторяют кривую смертности в зависимости от величины яйца, какую дали летальные кладки.

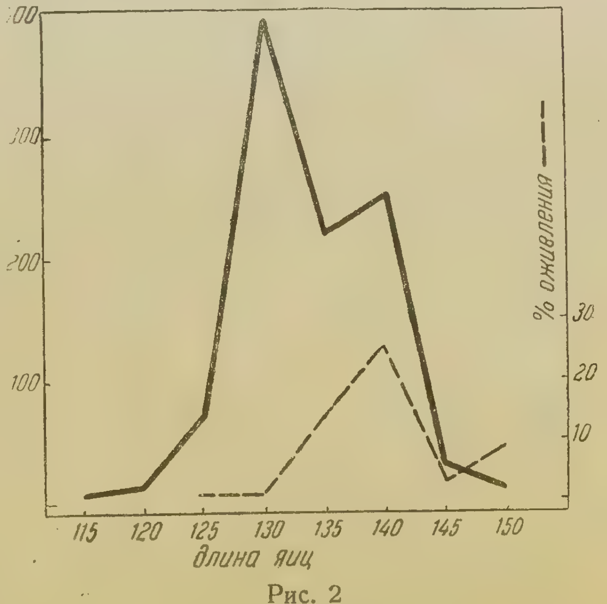


Рис. 2

Обе последние таблицы, таким образом, вполне согласно подтверждают наличие отбора по величине яиц и даже на более ранних стадиях развития. В них также довольно инструктивно подчеркивается превосходство в смысле жизнеспособности яиц типично-модальной величины в 140 декамикрон.

Приведу еще три наблюдения, подтверждающие последнее правило.

[1] Первая стадия: зародыш погиб еще в диапаузу, развитие дальше образования „серозы“ не пошло, после инкубации яйцо остается серопепельным, с целой серозой.

Вторая стадия: зародыш погиб незадолго до полного сформирования. Сероза не заглочена червячком, яйцо после инкубации наполовину побелело.

Третья стадия: червячок совершенно готов, но не сумел прогрызть оболочку. Отверстие в оболочке совсем отсутствует или слишком мало для выхода червя. Яйца побелевшие.

Четвертая стадия: черви вышли из яйца.

Пятая стадия—черви дожили до первой линьки.

Первые четыре стадии легко обнаруживаются при подсчете и осмотре яиц после инкубации.

Таблица 4. Зависимость смертности от величины яйца в 9 кладках, полученных от голодавших гусениц

Варианты длины в декамикронах	Число оплодотворенных яиц (100%)	Из них развилось (в % к числу оплодотв.) до стадии	
		1	4 (выход)
150	15	93,3	46,7
145	46	80,3	47,8
140	155	87,8	48,4
135	191	64,9	18,9
130	258	41,5	2,7
125	152	47,4	1,3
120	49	32,4	0
115	13	7,7	0
	879	65,1	17,0

1. Процентное отношение веса только что вышедшего червячка к весу всего яйца в конце инкубации выше у модальных яиц (150, 130 и особенно 140 декамикрон). Это отношение, характеризующее степень использования материала яйца для прямых целей развития зародыша, можно назвать индексом экономичности развития.

Таблица 5. Индекс экономичности развития

№ кладки		155	150	145	140	135	130	Примечание
	a	10	50	30	—	—	—	a) Число взвешенных яиц и червей
7	b	670	620	583	—	—	—	b) Средний вес одного яйца в тысячных миллиграмма
	c	459	433	371	—	—	—	c) Средний вес червя
	d	68,5	70,4	63,6	—	—	—	d) Отношение в % веса червя к весу яйца
	a	12	100	100	100	—	—	
1	b	800	707	658	625	—	—	
	c	480	507	452	422	—	—	
	d	60,0	71,8	67,5	68,4	—	—	
	a	—	10	100	100	40	16	
2	b	—	618	600	552	512	460	
	c	—	400	393	377	930	282	
	d	—	64,7	65,5	67,6	64,5	60,5	
3	a	—	—	25	100	75	90	
	b	—	—	707	659	600	677	
Сред-	c	—	—	505	500	420	430	
ний по	d	—	—	71,4	75,9	70,0	74,5	
четы-	a	10	—	—	—	—	—	
рем	b	735	648	663	614	556	518	
клад-	c	470	443	428	433	375	357	
кам	d	63,9	68,3	67,5	70,5	67,4	68,6	

2. Если только что вышедших червей не кормить совершенно, то оказывается, что черви, вышедшие из яиц длиной в 140 декамикрон, живут без пищи дольше своих партнеров по кладке, это видно из табл. 6.

Этот опыт, однако, нуждается в подтверждении на более многочисленном материале, после чего он может стать наиболее эффективным доказательством развиваемых в настоящей статье взглядов.

3. В большинстве случаев средней величины и модальные яйца развиваются скорее и дружнее, чем самые мелкие и самые крупные. В нижеприводимой таблице скорость развития (M) вычислена как среднее число дней (от начала выхода червей), потраченное вариантной группой на выход из яиц всех червей. Дружность измерена сигмой.

Таблица 6. Опыт с голоданием червей (1935)

Длина яйца	Число испытанных червей	Средняя продолжительность жизни червей без пищи (в часах)	
150	8	43,8	
145	22	69,0	
140	52	62,1	
135	15	39,9	Средняя температура в течение опыта 24,4°
130	10	20,0	

Таблица 7. Скорость и дружность выхода червей в зависимости от величины яйца (опыт 1934 и 1935 гг.). Смешанная грена

Длина яиц в декамикронах	165	160	155	150	145	140	135	130	125	120	Сумма
					Опыт 1934 г.						
Число оживших яиц . .	22	101	484	1406	1008	777	124	25	—	—	3941
M ± m	6,1±0,1	5,6±	5,0±	5,3±	5,5±	5,5±	6,0±	6,9±			
σ ± mσ		0,08	0,06	0,02	0,03	0,04	0,11	0,2	—	—	5,4+0,1
$\frac{\text{diff}}{\text{mdif}}$ (для—σ)	(0,51)	0,77±	0,45±	0,66±	0,98±	0,88±	1,59±	1,02	—	—	0,81
		0,05	0,01	0,01	0,02	0,03	0,08				
			6,4	10,5	14,5	2,8	8,4				
					Опыт 1935 г.						
Число оживших яиц . .	—	—	7	58	223	802	401	410	68	68	
M	—	—	12,9	10,4	9,9	8,7	9,3	8,8	9,1	8,8	88

Таблица 8. Скорость и дружность оживления по отдельным кладкам (1935) (а—число вылупившихся червей; b—M выхода)

Длина яйца		120	125	130	135	140	145	150	155
Кладка № 8	a	—	4	84	12	62	6	14	8
	b	—	7,3	7,1	9,6	7,5	8,8	7,9	9,9
№ 9a	a	—	—	4	56	135	28	—	—
	b	—	—	3,8	3,5	3,6	4,1	3	—
№ 10	a	—	—	5	38	37	20	3	
	b	—	—	5,8	4,1	4,3	4,1	3,7	
№ 12	a	—	—	36	51	59		—	
	b	—	—	5,9	7,1	5,6	—	—	
№ 13	a	—	—	42	35	162	9		
	b	—	—	7,3	5,7	5,6	6,1		
№ 14	a	—	8	63	93	75	8		
	b	—	8,1	7,1	6,3	6,2	4,9		
№ 15	a	32	24	267	15	6	—		
	b	6,9	6,9	6,1	5,5	6,8	—		
№ 17	a	35	25	57	—	—	—		
	b	8,6	7,7	6,8	—	—	—		
№ 18	a	—	—	1	14	67	60	14	
	b	—	—	(12)	9,9	9,5	9,0	8,0	
№ 19	a	—	—	—	19	82	60	9	
	b				5,6	4,6	6,3	5,4	
№ 20	a				2	12	22	7	
	b				7,5	6,4	5,9	5,3	

В табл. 8 я не привожу средние ошибки по тем соображениям, что в отдельных кладках данные сплошь недостоверны статистически из-за небольшого числа яиц в классах.

В некоторых кладках зависимость скорости развития от принадлежности к модальному классу не выражена. Все же и здесь наблюдается ускорение от мелких яиц к крупным.

Одних уже приведенных данных было бы достаточно для того, чтобы считать доказанным существование очень рано начинающегося отбора зародышей, отбора вполне закономерного, автоматически приводящего к преимущественному выживанию наиболее стойких модальных зародышей.

Можно, однако, показать, что преимущества, полученные яйцами в преэмбриогенезе, простирают свое влияние и на постэмбриональное развитие тутового шелкопряда. Так, например, величина гусениц на очень поздних стадиях развития остается пропорциональной величине яйца и начальной величине червя (таблица 9).

Таблица 9. Рост гусениц, вышедших из различных по величине яиц (вес в мг)

		155	150	145	140	150	145	140	135	130
Длина яиц		155	150	145	140	150	145	140	135	130
Число опытных червей		12	87	107	88	8	102	81	33	15
Вес только что вышедших червей		0,48	0,51	0,45	0,42	0,40	0,39	0,37	0,33	0,28
Средний вес червя в мг и дни взвеш. с момента выхода	7-й день	—	—	—	—	8,67	7,12	6,66	5,10	4,36
	10-й „	26,3	25,1	22,3	21,0	—	—	—	—	—
	14-й „	93,9	83,3	78,2	68,5	100,0	83,1	79,0	79,0	53,0
	17-й „	186	160	154	149	168	139	128	130	108
	19-й „	262	206	188	198	322	306	299	287	216
	23-й „	815	708	658	658	648	693	688	658	425
	27-й „	1050	865	849	880	1388	1405	1374	1290	900
	Перед завивкой . .	3229	3210	3270	3109	2920	3376	3312	3340	2609

Быть более сильным в начале роста и жизни—далеко не маленькое преимущество в борьбе за существование. В моем опыте черви всех партий получали корм поровну (3 раза в день) и все-таки почти до конца развития проявляется величина яйца, из которого вышел червь. В природе же, в условиях свободной конкуренции и при недостатке пищи, преимущество более сильных вначале червей будет возрастать по мере роста, мелкие же черви очень быстро выбудут из строя. В этой борьбе за пищу, однако, поразительнее всего то, что результаты ее предопределены задолго до возникновения потребности в корме.

К сожалению, в моем распоряжении имеется только один опыт на небольшом материале (одна кладка), демонстрирующий влияние величины яйца на такой отдаленный момент онтогении, как скорость и дружность выхода бабочек из коконов.

Бабочки, вышедшие из модальных (140 декамикрон) яиц, развиваются быстрее на 1—2 дня и дружнее в сравнении с партнерами по кладке. Разница в скорости развития „модальных" и „немодальных" бабочек реальна; она не зависит от пола, как показала специальная проверка.

Скорость развития	№ кладок 3	5	7
Самок . . .	77,1	75,8	76,9
Самцов . .	77,1	75,8	77,3

Таблица 10. Скорость (М—среднее число дней от выхода червя из яйца до момента выхода бабочки из кокона) и дружность выхода (С) бабочек Багдадской расы. Кладки № 3 (1934)

Длина яйца	Число бабочек	М выхода червя	М выхода бабочек	diff/md	σ выхода бабочек
130	32	10,4±0,0	78,3±0,27	4,0	1,52
135	16	9,9±0,21	77,8±0,53		2,11
140	68	9,7±0,11	76,4±0,17		1,39
145	12	9,0±0,32	76,8±0,41	5,6	1,41
	128	9,99	77,1		

Во всех вышеприведенных наблюдениях пол также неповинен.

Кроме того, мной были произведены следующие наблюдения.

В первую очередь я проверил (4) отношение полов в вариантных по длине группах яиц нескольких кладок. Результаты по трем кладкам сведены в табл. 11.

Таблица 11

Длина яйца	Самки	Самцы	% самцов	m
155	7	4	36,4	13,2
150	28	30	51,9	6,6
145	85	81	48,8	3,9
140	72	87	54,7	4,0
135	14	14	50,0	9,5
130	24	17	41,5	7,7
	230	283	50,3	

Очень близкие данные получены были Фоа и Ромео (взято из книги Анучина, „Тутовый шелкопряд"). Расположенные в ряд по методу табл. 11, эти данные оказались согласными с моими.

Таблица 12. Зависимость отношения от пола и от величины яйца (по данным Фоа и Ромео)

Средняя длина яйца	Количество бабочек		% самцов	m
	самок	самцов		
153,0	73	27	27,0	5,0
160,0	80	60	42,9	4,2
147,0	113	143	54,0	3,1
143,5	562	555	49,6	1,5
139,5	401	483	54,6	1,7
132,8	244	254	51,0	2,2
129,0	160	152	48,7	2,8
	1633	1672	50,6	

Кривые распределения полов по вариантам (рис. 3), построенные по данным обеих таблиц, в основном совпадают, что и должно служить основным доводом в пользу реальности отображаемой ими закономерности.

Прямой зависимости между величиной яйца и полом, какую искали многие авторы, и в том числе Фоа, повидимому, не существует. Преобладание самцов в модальных вариантах (грубее говоря, в средних вариантах) делает понятным постоянное смещение отношения полов в пользу самцов и кладках щелкопряда. Модальные группы в кладках наиболее многочисленны.

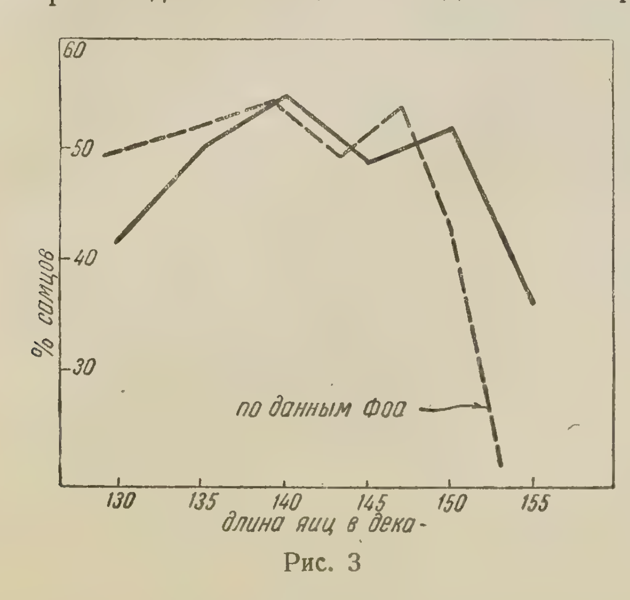


Рис. 3

Не менее убедительны наблюдения над зависимостью между величиной яйца и вольтинизмом (способностью яиц развиваться без диапаузы). Приведу одно наблюдение над кладкой № 1, давшей частичный вольтинизм.

Переходя к наследованию окраски грены и червей, я должен предупредить, что данные эти пока отрывочны, не проверены на большом материале и математически недостоверны. Их ценность—в хорошем совпадении с вышеописанными закономерностями. Дальнейшие опыты покажут, постоянно ли это совпадение.

Таблица 13. Связь вольтинизма с величиной яйца (1932). Вольтинные яйца измерены по оболочкам

Варианты длины яйца	160	155	150	145	140	135	130	По всей кладке
Всего яиц в кладках	2	22	219	272	194	33	26	768
Из них:								
a) осталось в диапаузе . . .	2	22	180	155	120	—	—	479
b) бивольтинировало	—	—	39	117	74	33	26	289
c) % бивольтинных	0	0	17,8	43,0	38,1	100	100	37,6

Таблица 14. Изменение характера пигментации серозной оболочки грены в зависимости от величины яйца (одна кладка) и рисунок серозы

Длина яйца	Всего яиц	Ч. в %	Р. в %	М. в %	К. в %
140	53	70	30	57	43
135	24	88	12	71	20
130	68	91	9	87	13
125	8	50	50	75	25
	153	81	19	73	27

Длина яйца	Число яиц	Из них (в %) пятнистых	Из них (в %) сетчатых и переходных	$m = \frac{50}{\sqrt{n}}$
145	28	60,7	39,3	9,2
140	288	48,6	51,4	2,9
135	105	58,1	41,9	4,8
130	35	51,5	48,5	8,4
	456	51,8	48,2	

Ч.—частая пятнистость М.—мелкие пятна
Р.—редкая пятнистость К.—крупные пятна

Сетчатый рисунок серозы получается, когда пигментные зерна экспансируют из центра клеток, образуя ободки вокруг клеток. При пятнистом рисунке пигмент собирается в центре клетки темным пятном. Каждое пятно или кольцо в сетке соответствует одной клетке.

Модальные варианты состоят преимущественно из густо- и мелкопятнистых яиц (первая кладка) и из яиц с сетчатым расположением пигмента (вторая кладка).

Таблица 15. Расщепление по окраске червей в связи с величиной яиц (одна кладка)

Длина яиц	Число червей	Из них (в %) белых	Из них (в %) ковровых	m
155	9	67,0	33,0	15,7
150	61	57,6	42,4	6,3
145	83	43,4	56,6	5,4
140	71	52,1	47,9	5,9
	224	50,9	49,1	

Расщепление по окраске коконов в связи с величиной яйца (две кладки)

Длина яйца	Всего коконов	Из них (в %) белых	Из них (в %) желтых	m
155	11	36,4	63,6	14,5
150	53	64,2	35,8	6,6
145	80	57,5	42,5	5,5
140	120	46,7	53,3	4,5
135	15	40,0	60,0	12,6
130	30	40,0	60,0	9,0
	299	52,8	47,2	

Желтые коконы продуцируются преимущественно в крайних вариантных группах.

О ПРИРОДЕ ОТБИРАЮЩЕГО ФАКТОРА

Природа отбирающего фактора—величины яйца—имеет большое принципиальное значение при истолковании описанных выше фактов. Современное дарвинистское представление о естественном отборе, как о борьбе—в конечном итоге—между концентратом наследственных свойств и внешней средой, отсеивающей случайные уклонения от нормы, не в состоянии в данном случае помочь. Все яйца самок шелкопряда растут и достигают тех или иных размеров на совершенно идентичной генетической основе, так как редукция наступает только после оплодотворения (Генкинг, 1898, по Пояркову). Следовательно, величина яйца есть результат деятельности всего организма матери и ряда особенностей роста яйца в первую очередь. Изучая изменчивость величины и формы яиц, я пришел к следующему представлению о его росте (4).

Ооциты асинхронно, один за другим, вступают в стадию роста. Раньше начавшие рост яйца, естественно, в каждый данный момент окажутся крупнее „опоздавших". Самые крупные яйца это те, которые первыми начали рост. Особенности строения половых органов бабочки шелкопряда (и других насекомых) обнаруживают этот факт с фотографической очевидностью. Во всех восьми овариолах—яйце-

вых трубках—измерение яиц in situ показывает постепенное их увеличение от апикального конца к выводному.

Преобладание яиц длиной в 140 декамикрон (а при голодании 130—120) должно, вероятно, объясняться тем, что при достижении этих размеров рост яиц останавливается и они накапливаются в овариолах.

При измерении in situ часто поражает удивительное однообразие величины яиц (в пределах 10—20 микронов) на некоторых участках трубок. При переходе к следующему участку имеются немногие яйца промежуточной (интрамодальной) величины, следом за которыми—новый длинный ряд одинаковых (модальных) яиц.

Новый импульс к росту нарушает типичную для расы форму яйца, так как рост яйца идет неравномерно по параметрам длины, ширины и толщины (ведущую роль в росте имеет длина) (4). Противоречие разрешается остановкой роста и установлением нового „модального равновесия". Модальные по величине и форме яйца, таким образом, являются носителями наиболее „удачного" сочетания наследственных зачатков ядра с количеством и формой плазматического компонента. В этом случае развитие будущего зародыша протекает наиболее благоприятно.

Опыты с влиянием величины яйца на отношение полов, вольтинность и на распределение генов окраски грены, червей и коконов (если последние будут подтверждены) обнаруживают, следовательно, несомненное влияние плазмы на течение ядерных процессов. Преимущественное выживание модальных и крупных яиц в кладках, зараженных леталями (табл. 3), может быть объясняется не отсутствием леталей в этих яйцах (так как позднее и эти зародыши погибают), а тем, что в них условия проявления леталей менее благоприятны, чем в мелких яйцах. Плазма как бы подавляет действие леталей на некоторый срок.

Общая остановка роста, наступающая после истощения питательных ресурсов куколки и бабочки, приводит к созданию довольно обширной градации яиц по размерам, в которой, однако, преобладающее по количеству место, в силу самого механизма роста, отведено яйцам модальной величины, типичной для вида и расы. Кривая изменчивости яиц является вместе с тем и кривой начинающегося отбора.

ПРОЯВЛЕНИЕ ОТБОРА

Обнаруженный мной отбор я называю **преэмбриональным плазматическим** отбором.

Направленность плазматического отбора, разумеется, не заключает в себе ничего телеологического. Совершенно автоматически отмирают зародыши, начальное развитие которых происходило не в типичных условиях количественно-качественных отношений ядра и цитоплазмы, в мелких же яйцах просто от недостатка материала[1].

Общая распространенность плазматического отбора для меня вне сомнения. Будущие исследования покажут, какие формы он имеет у разных животных. В первую очередь следовало бы начать исследование с дрозофилой, на которой легче всего проверить его специфичность.

---

[1] Следует напомнить по этому поводу старые опыты Нуссбаума, Ж. Леба, Бовери и Дриша (Ж. Леб, „Организм как целое"), показавших, что степень жизнеспособности яйца зависит от размеров плазмы, оставленной с ядром, после экспериментального удаления некоторой части этой цитоплазмы. „Было найдено,—пишет Леб, что предел развития этих частей (обломков цитоплазмы, содержащих ядро. Н. Т.) является функцией их массы: чем меньше участок яйца, тем раньше останавливается развитие его". Те же результаты получились при развитии изолированных бластомеров.

Посмотрим теперь, как будет проявлять себя плазматический отбор у тутового шелкопряда не в искусственно благоприятных условиях обычного разведения, а в обстановке естественной среды. Простейшей формой внутривидовой борьбы является борьба за пищу.

Первым последствием различий в количестве пищи в личиночном периоде, как согласно показывают немногочисленные, правда, исследования, является различная плодовитость. На это указывает Жугждо (2) и Дитерихс (5). Параллельно с увеличением веса гусениц, бабочек и коконов Дитерихс получил от хорошо откормленных (смоченным листом) червей кладки в 800 и более яиц. Обычная норма кормления червей в моих выкормках за три года — 3 раза в день, в результате чего из года в год повторяется у моих бабочек плодовитость в среднем в 400 яиц на кладку. Специальные опыты с диференцированным в отношении количества питанием дали следующие результаты (табл. 16).

Таблица 16. Размеры яиц и плодовитость при различном питании червей

Серия *a*, 1934 г.

Средняя длина яйца кладки	Число яиц в кладке	Из них погибло за диапаузу		Количество дач корма за день
		абс.	в %	
125,6	65	20	30,8	1
126,6	98	25	25,5	1
130,1	122	47	38,5	1
131,2	108	16	15,0	1
132,9	139	0	0	1
135,1	150	1	0,7	1
138,2	146	7	4,8	—1 (в 5-м возр. 2 дачи)
140,5	264	2	0,8	тоже
141,9	208	3	1,4	тоже
144,5	348	0	0	2
145	356	0	0	2

Серия *b*, 1935 г.

Количество дач в день		4	3	2	1	0,5
1. Влажность 95%	Число кладок	8	4	3	2	—
	Средняя плодовитость	418	540	502	369	—
	Средний вес яйца в мг	0,85	0,76	0,71	0,75	—
2. Влажность 35—40%	Число кладок	4	3	1	—	—
	Среднее число яиц в кладке	476	403	175	—	—
	Средний вес в мг	0,83	0,76	0,71	—	—

Итак, плодовитость при прочих равных условиях есть функция питания. При голодании резко уменьшается количество яиц в кладке. Однако последствия бескормицы не исчерпываются только этим. Одновременно с уменьшением плодовитости мельчают и яйца, что сигнализирует об обострении плазматического отбора.

Такой же эффект получил Жугждо (2). У него изменение питания следующим образом отразилось на размерах яиц.

	При плохом питании	При хорошем питании
Длина яйца в мм	1,22 ± 0,003	1,49 ± 0,001
Ширина „ „ „	1,02 ± 0,003	1,20 ± 0,000

При известном минимуме питания червей только небольшое количество яиц достигает первой модальной величины, при которой вообще может начаться развитие зародыша. Остальные дегенерируют или еще в овариалах самки в самом начале роста, или же позднее на первых ступенях постэмбриогенеза. Последнее наблюдается в табл. 16 в графе „% погибших за диапаузу“, из которой видно, что чем мельче яйца в кладке, тем больше их погибает до весны. Что эти погибшие на первых стадиях развития яйца самые мелкие в кладке, мы убедились выше (табл. 3 и 4). Приведу еще одну иллюстрацию.

Таблица 17

Варианты длины яйца	145	140	135	130	125	120	115	Всего по кладке	M длины
Нормальные зимующие яйца	1	15	27	19	2	1	—	65	134,3
Яйца, погибшие в диапаузу	—	—	1	8	22	11	1	43	124,6
% погибших	0	0	4	30	92	92	100	—	39,8

Опыты с голоданием, таким образом, приводят к очень важному заключению. Факт резкого уменьшения потомства от плохо питающихся червей (сопровождающегося обострением плазматического отбора) показывает, что наличие определенного количества корма и место обитания вида само по себе является достаточным регулятором размножения животных, предупреждающим перенаселение, автоматически приводящим в соответствие число особей вида с количеством корма и тем самым смягчающим или даже исключающим внутривидовую борьбу за пищу. Преэмбриональный отбор сводит к нулю принцип перенаселения Мальтуса.

Высказанные в этом абзаце мысли подтверждаются опытами Перля, Смирнова и Полежаева и наблюдениями над размножением других животных (3).

В заключение несколько слов о применении данных о плазматическом отборе в практике шелководства. Нет сомнения, что технически далеко несложное отсеивание из общей массы грены неполноценных по величине яиц позысит не только процент оживления, но и равномерность выкормок, столь существенную при конвейере.

Другой путь добиться того же состоит в выделении линий и изыскании условий воспитания племенных выкормок, дающих кладки грены с высоко эксцессивной кривой изменчивости. Кладка № 5 (в табл. 1) является примером такой линии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дитерихс, Опыт кормления червей мокрым листом, „За рек. с-х-ва". НКЗ УССР, № 4, 1930.— 2. Жугждо, Влияние питания на яйценоскость тутового шелкопряда и на величину грены, Труды С.-Аз. Шелк. ин-та, № 7—9, 1929.— 3. Полежаев, Борьба за существование у тополевой моли, Зоол. журн., в. 3, 1934.— 4. Турдаков, Значение величины и формы грены в развитии тутового шелкопряда (диссертация), стеклогр. изд. Биофака, Узбек. гос. ун-та, 1935.— 5. Вермель, Величина, размножение и рост клетки, Сборн. „Рост животных", Биомедгиз, 1935, и другие его статьи.

THE PRE-EMBRYONIC PLASMATIC SELECTION IN THE SILKWORM

by F. A. Turdakoff

Summary

In the silkworm eggs of the same brood but differing in size, vary with respeçt to their viability.

The percentage of reviving worms, the rate and simultaneity of the development of eggs, the size and vitality of worms hatched from the eggs and other indicators are found to be higher in eggs of difinite standard dimensions (140—150 decamicrons long). In variation series of the egg length those dimensions prove to be modal in a large majority of cases.

The sex-ratio as well as other indicators depending upon nuclear processes also change according to the egg size.

All these facts give the right to state that, beginning in a very early stage, there exists a selection of embryos, whose further mutual struggle for life is predetermined.

The nature of the selective factor of the egg size is in no way connected with its genotype. The author perceives it in the particular mechanism of growth of the egg-plasm (periodical, rhythmic growth) before the reduction division and fertilization. On this ground the term of pre-embryonic plasmatic selection is given to the above described.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

О СВЯЗИ ВЕЛИЧИНЫ ПТИЦЫ С ХАРАКТЕРОМ ЕЕ ПОЛЕТА

Н. А. Гладков

Из Зоологического музея МГУ

Характер полета птицы определяется сложным сочетанием целого ряда факторов, как-то: длина и ширина крыла, отношение размаха крыльев к длине тела, отношение веса тела к площади крыла, тупая или заостренная форма крыла и т. д. Все эти величины, или факторы полета, как мы будем их называть, комбинируются у отдельных видов птиц весьма разнообразно, но вполне понятно, что у родственных видов, имеющих сходное, во многих случаях почти тождественное анатомическое строение, эти величины очень близки. Поэтому родственные группы птиц характеризуются как правило общим для них типом полета. Так, к типу полета фазана принадлежат куриные птицы, тип зяблика охватывает всех родственных зяблику птиц, утки летают довольно однообразно, характер полета кулика тоже весьма определенный. Существует, конечно, и ряд уклонений от этого положения, связанный с различными значениями того или иного фактора полета. Для примера укажу хотя бы на пустельгу, имеющую более широко простирающееся крыло, чем у других соколов (скажем, у чеглока), и в соответствии с этой и некоторыми другими особенностями обладающую способностью к так называемому трепещущему полету (Rüttelflug немецких авторов), т. е. к удержанию своего тела в воздухе на месте с помощью определенным образом направленных быстрых взмахов крыла. У чеглока этой способности мы не обнаруживаем.

Уже из родственной близости птиц, принадлежащих к тому или иному типу полета, следует, что и размеры птиц, охватываемых этим типом полета, будут более или менее близки, поскольку вариации размеров внутри отрядов и особенно семейств всегда значительно меньше, чем вариации размеров в пределах всего класса птиц. И действительно, мы не знаем птиц величиной с воробья, которая летала бы, как летает утка, и не можем указать случая, чтобы птица величиной с серую ворону обладала бы типом полета зяблика. В литературе мы встречаем отдельные указания, что птицы одного типа полета отличаются от птиц другого типа полета своими размерами. Так, Г. Бёкер в своей последней работе (3), характеризуя парящий полет, пишет: „Körper gross, Herz relativ klein“... и т. д., характеризуя „жужжащий“ полет: „Kleine Vögel, Gewicht sehr gering“... и т. д. Р. Демолль (5) указывает, что полет птиц мелких размеров совершается по иному типу (так называемый Hubflug), чем птиц средних размеров и птиц крупных (тип полета Drachenflug). Однако, внимательно проследив различия в движении крыла, он не делает какой бы то ни было по-

пытки обосновать необходимость перехода от одного типа полета к другому[1]. Больше всего в орнитологической литературе обращали внимание на то обстоятельство, что парят, главным образом, крупные птицы. А. Пюттер в своей статье о работе птицы во время полета (17) приходит к выводу, что переход птицы к парению есть необходимый результат увеличения размеров.

Все же, кроме последнего автора, насколько мне известно, еще никто не пробовал проследить закономерность перехода от одного типа полета к другому в связи с изменением величины птицы. Положение, что родственная близость определяет и известные границы в размерах птицы, принадлежащей к тому или иному типу полета, явно недостаточно. Различие в двух типах полета, устанавливаемых Р. Демоллем, безусловно, не связано с родственными отношениями принадлежащих сюда птиц, а кроется, видимо, в том, что именно величина птицы обусловливает необходимость перехода от одного типа полета к другому.

То обстоятельство, что в число факторов полета входит также и весовая нагрузка крыла, заставляет более внимательно отнестись к вопросу о значении для полета величины птицы, так как некоторые исследователи, в частности и автор этой статьи (4), указывают, что весовая нагрузка крыла изменяется в определенной связи с изменениями размеров птицы.

Наблюдение показывает, что скользящим полетом (Gleitflug немецких авторов) пользуются преимущественно крупные птицы и птицы средних размеров, но не мелкие. К. Лоренц (12), попытавшийся объяснить это явление, подошел к решению вопроса слишком упрощенно. Правильно сославшись на известный факт относительно бóльшего увеличения веса птицы, чем площади ее крыла, он свел все дело к трению, утверждая, что у более крупных птиц трение относительно движущей силы (веса) меньше, чем у птиц мелких. Это, конечно, примитивное разрешение вопроса, но Лоренц правильно искал объяснение возможности скользящего полета в связи с изменением в соотношении веса птицы и площади ее крыльев.

Сравним воробья, который спускается с крыши дома на землю по крутой траектории, всегда работая крыльями, и ворону планирующую вниз очень полого. Сравнение покажет, что на единицу площади крыла у воробья приходится веса значительно больше, чем у вороны. Весовая нагрузка у птицы, пользующейся планирующим полетом, выше, чем у птицы, нормально к такому полету не прибегающей.

Из аэродинамики известно, что наибольшая дальность планирования самолета зависит прежде всего от его аэродинамических свойств (от качества). Последние для птиц неизвестны, поэтому рассмотреть детально вопрос о планировании мы в настоящее время не в состоянии, пока качество птицы не определено. Насколько мне известно, некоторые попытки определить качество птицы, продувая ее в аэродинамической трубе, не дали должного результата, но все же искать объяснения появления скользящего полета птицы в увеличении ее размеров и весовой нагрузки, на мой взгляд, правильно. Однако чрезмерное возрастание весовых нагрузок уже уменьшает дальность планирования. В связи с этим бьющий свою добычу сокол значительно

---

1 Основная работа (Р. Демолля Der Flug der Insecten und der Vögel, Jena, 1918) мне осталась неизвестной, но насколько я знаю из рефератов и цитат других авторов (см., например, Ф. Штельваag, 19) Демолль ограничивается в ней указанием, что пропеллирующий полет (Drachenflug) является более рациональным, так как требует для своего осуществления всего около $^3/_4$ работы, необходимой для осуществления подъемного или высотного полета (Hubflug).

уменьшает площадь своих крыльев, откидывая их назад, чем способствует большей крутости и скорости своего полета. Мелкая птица, однако, не может воспользоваться подобным же приемом, так как при этом не возникает достаточной подъемной силы.

Птица, летящая в воздухе, испытывает сопротивление ее движению, которое может быть разложено на две слагающие: на вертикальную слагающую, направленную против силы тяжести и перпендикулярную ей горизонтальную слагающую, Первая создает подъемную силу, поддерживает птицу в воздухе, вторая задерживает ее движение вперед. Из формулы на стр. 104 видно, что величина этих слагающих определяется одними и теми же величинами за исключением особых коэфициентов, которые у подъемной силы и у лобового сопротивления различны. Отношение этих коэфициентов, показывающее, во сколько раз подъемная сила больше лобового сопротивления, носит в аэродинамике название качества. Качество первых самолетов равнялось восьми, качество современных самолетов доведено до шестнадцати. Определение качества вороны дало отношение равное четырем, что явно неверно. Есть некоторые основания предполагать, что качество птицы приближается к двадцати.

Существенно, что качество геометрически подобных, но имеющих разную величину аппаратов неодинаково. Изменение коэфициентов лобового сопротивления и подъемной силы определяется весьма сложными вычислениями, но, отвлекаясь от деталей, мы можем сказать, что среди геометрически подобных тел бо́льшее тело имеет и несколько более высокое качество. Возвращаясь к птицам, мы можем сказать, следовательно, что более крупные птицы обладают несколько лучшим качеством уже в силу своей бо́льшей величины, это позволяет им увеличивать дальность планирования и соответсвенно этому уменьшать его наклон. Не следует забывать при этом, что для величины качества определяющее значение имеют форма тела птицы, ее обтекаемость, что уже не связано с величиной птицы.

Рассмотрим теперь более подробно, как изменяется весовая нагрузка птиц в связи с их размерами. Под весовой нагрузкой следует понимать отношение веса птицы к площади ее крыльев. Старые авторы (Гартинг, Марей и др.) изучали обратное отношение, так называемую парусность птицы, т. е. величину поверхности крыла птицы, приходящуюся на единицу ее веса. Парусность и нагрузка — величины, обратные друг к другу, и их изменения выражают одну и ту же закономерность. Я считаю более удобным говорить о нагрузке, поскольку в аэродинамике имеют дело именно с этой величиной. В практической аэродинамике самолета принято вести расчет на площадь крыльев, пренебрегая площадью фюзеляжа. Аналогичным образом я имею дело только с проекцией площади крыла, так как туловище уже по одной его форме не является сколько-нибудь заметным фактором в деле создания подъемной силы. Площадь хвоста служит также не для создания подъемной силы, а преимущественно для торможения и вообще управления.

Насколько мне известно, первый, кто исследовал вопрос об изменениях в соотношении между площадью крыла и весом птицы, был де Люси[1] „Le vol des oiseaux, chawl — soiris et insects“. Press scientifique des deux mondes (1865), указавший, что у птиц бо́льших размеров на единицу веса приходится меньше площади крыла, т. е. весовые нагрузки их больше. Эту же мысль высказывали и многие другие авторы, а Р. Ленденфельд (10) сделал попытку, на мой взгляд весьма неудачную, обосновать закон уменьшения относительной площади крыла при возрастающем весе тела. Сложная формула, которую приводит в своей работе Р. Ленденфельд, показывает, что при равных углах взмаха у различных видов летающих животных и при равной угловой скорости крыльев, т. е. при одинаковом числе ударов крыла в секунду, работа, которую производит крыло, пропорциональна приблизительно четвертой степени его длины. Поэтому,

[1] К сожалению, работы де Люси я не имел возможности достать в московских библиотеках и принужден судить о ней из вторых рук. Статьи, сведения, о которых я почерпнул из работ других авторов, цитируются непосредственно в тексте.

говорит Ленденфельд, маленькие животные должны иметь относительно много бо́льшие поверхности крыльев, так как в противном случае они не смогут произвести необходимой для полета работы.

Однако еще Э. Марей (15) с достаточной ясностью показал, что число ударов крыла в секунду уменьшается в связи с увеличением размеров летающего животного, а в настоящее время предложено несколько формул, которые определяют число ударов крыла птицы как функцию нескольких величин, в том числе и размера птицы. Что касается угла взмаха, то также известно, что у крупных птиц угол взмаха относительно меньше. Поэтому объяснение Ленденфельда основано на неверных предпосылках. Кроме того, этот автор в своих расчетах принимал рост сопротивления воздуха пропорциональным третьей степени скорости движения тела. Но такая пропорциональность имеет место лишь в случае скоростей, близких скорости света, для малых скоростей, тех скоростей, с которыми летают птицы и современные нам самолеты, сопротивление воздуха изменяется пропорционально квадрату скорости.

Р. Гартинг (6) показал, что птицы при изменениях величины остаются подобными друг другу, причем площадь крыла их изменяется пропорционально квадрату, а вес пропорционально кубу изменений линейных размеров. Гартинг предлагал рассматривать отношение квадратного корня из площади крыла и кубического корня из веса, т. е. свел эти величины к одной размерности и, изучая это отношение, нашел, что оно колеблется лишь в самых незначительных пределах и может быть признано постоянным. Марей (14) дополнил мысли Гартинга своими данными и изменил его формулу лишь в том отношении, что пользовался площадью не одного крыла, как то делал Гартинг, а площадью обоих крыльев [1].

К. Мюлленгоф (16) проделал большое количество измерений с целью определить значение для полета птицы площади ее крыла и соотношения между площадью и весом. Мюлленгоф нашел, что отношение между площадью крыла и весом (приведенных к одинаковой размерности) колеблется в определенных границах, которые от величины птицы совершенно не зависят. Таким образом, заключает Мюлленгоф, закон уменьшения относительной площади крыла при возрастающем весе тела опровергнут. С этим выводом, однако, трудно согласиться. В той же работе автор приводит график, отображающий зависимость между весом птицы и отношением S/G. Я уже имел возможность высказаться в другом месте (4), что последнее отношение изменяется прямо пропорционально изменениям линейных размеров птицы. Поэтому можно ожидать, что расположение точек на графике Мюлленгофа отразит зависимость от линейных размеров птицы. И действительно, эмпирические точки очерчиваются двумя кубическими параболами, уравнение которых $yx^3 = \text{const}$. Подставив вместо y и x соответствующие им величины G и G/S и произведя необходимые преобразования, Мюлленгоф вывел, что $S^{1/2} : G^{1/3} = \text{const}$. Последнее равенство позволяет считать, что исследованные Мюлленгофом виды удовлетворяют принципу подобия. А если отношение веса к площади приведенных к одной

---

[1] Э. Марей (14), сравнивая свою формулу с формулой Гартинга

$$\frac{\sqrt{S}}{\sqrt[3]{G}} \text{ и } \frac{\sqrt{2S}}{\sqrt[3]{G}},$$

говорит, что они различаются коэфициентом 2. Это, конечно, неверно. Легко видеть, что отношение Марея больше отношения Гартинга в $\sqrt{2}$ раз. На эту ошибку было указано в свое время еще Мюлленгофом.

размерности у этих видов составляет постоянную величину, то отношение первых степеней веса и площади должны изменяться в направлении изменения этих величин, т. е. с увеличением веса птицы весовая нагрузка ее увеличивается. Непонятно поэтому, как мог Мюлленгоф, принимая формулу Гартинга $S^{1/2} : G^{1/3} = \text{const.}$, считать закон де Люси опровергнутым. Закон де Люси следует рассматривать как необходимое следствие формулы Гартинга и график Мюлленгофа прекрасно это иллюстрирует.

В последнее время вопрос о соотношении между весом птицы и ее поверхностью рассмотрен Ф. Греббельсом (7). Названный автор пришел к отрицанию значения этого соотношения для полета птицы, говоря, что вычисленные Мюлленгофом логарифмы, а также вычисления М. Бликса (1) не характеризуют способности птиц к полету. У Мюлленгофа, например, стриж оказался среди плохих летунов, а попугай попал в число хороших. Но $\log \sigma$, равный по Мюлленгофу $\log (S^{1/2} : G^{1/3})$, есть величина в значительной мере искусственная и следовало бы в первую очередь обратить внимание на соотношение первых степеней площади крыла и веса птицы. Рассматривая с этой точки зрения данные Бликса, мы обнаружим, что весовая нагрузка славок, зябликов, а также вьюрковых птиц меньше, чем весовая нагрузка галки и еще меньше, чем у орлана-белохвоста. Материалы Греббельса показывают, что весовая нагрузка кроншнепа больше весовой нагрузки других куликов, имеющих меньшие размеры, и наименьшую весовую нагрузку имеют мухоловки, пеночки, ласточки.

Таким образом, и материалы Греббельса подтверждают, что весовая нагрузка растет в связи с увеличением размеров птиц.

Все авторы, изучавшие соотношение между весом птицы и площадью крыла и изменение этого соотношения в связи с изменением размеров птицы, исходили в своих рассуждениях из принципа подобия. Мы знаем, что на деле не так часто можно встретить два вида птиц, крылья которых были бы действительно одинаковой формы (или правильнее сказать проекции их крыльев на плоскость были бы подобны между собой). Однако подобие крыльев по форме не является обязательным для формулы Гартинга. Вполне достаточно, если крылья имеют хотя и разную форму, но составляют одну и ту же часть квадрата длины птицы. Вполне достаточно для сохранения формулы, если у увеличенной вдвое птицы площадь ее крыла увеличится вчетверо, а вес в восемь раз, т. е. крыло ее должно быть равновелико крылу птицы, сохранившей геометрическое подобие. Так, например, крылья пеночки-пересмешки (Hipolais icterina) и белохвостой пигалицы (Chettusia leucura) различны по своим очертаниям, но у той и другой птицы крыловой коэфициент α[1] одинаков, т. е. площади их крыльев составляют одну и ту же долю квадрата их длин. Такие различные птицы, как соловей (Luscinia luscinia) и малая крачка (Sterna minuta), имеют очень близкие, почти тождественные значения α, в первом случае 4,5, во втором — 4,4. Подобным образом отвечают принципу подобия в нашем смысле сизая чайка (Larus canus) и серая мухоловка (Mussicapa striata) и многие другие. Несмотря на разную форму крыла у указанных мною видов птиц, площади их крыльев имеют тоже значение для формулы Гартинга, как если бы они были совершенно идентичны по своим очертаниям. Таким образом,

[1] В своей другой работе (4) я выражаю площадь крыла птицы и ее вес через длину и ввожу коэфициенты α и β, которые означают, какую часть квадрата длины птицы и какую часть куба ее длины следует взять, чтобы получить величины, равные площади крыла птицы и ее весу. Постоянство этих коэфициентов вполне достаточно для сохранения равенства Гартинга.

наше допущение принципа подобия требует лишь, чтобы птицы имели крылья, равновеликие по площади ряду геометрически подобных тел. Рассматриваемому в этом отношении принципу подобия удовлетворяет довольно большое число видов и это показывает, что наше допущение при построении формул, основанных на принципе подобия, не было произвольным, а соответствовало действительности. При сравнении с этой точки зрения мелких и крупных птиц мы убедимся все же, что нарушение принципа подобия имеет место и это нарушение, подчиняясь известной закономерности, имеет для нас очень большое значение.

	Длина туловища L (в мм)	Вес птицы G (в г)	Площадь крыла S (в см³)	Длина крыла (в мм)	Отношение G/S	Коэфициент пропорц. крыла α
Пеночка-пересмешка . . .	28	13,6	43	94	0,157	5,1
Белохвостая пигалица . . .	67	123	245	259	0,251	5,1

В другом месте (4) я уже имел случай показать, что при строгом соблюдении подобия в указанном мною смысле весовая нагрузка крыла должна изменяться прямо пропорционально изменению ее линейных размеров. На графике (рис. 2), по абсциссе которого от-

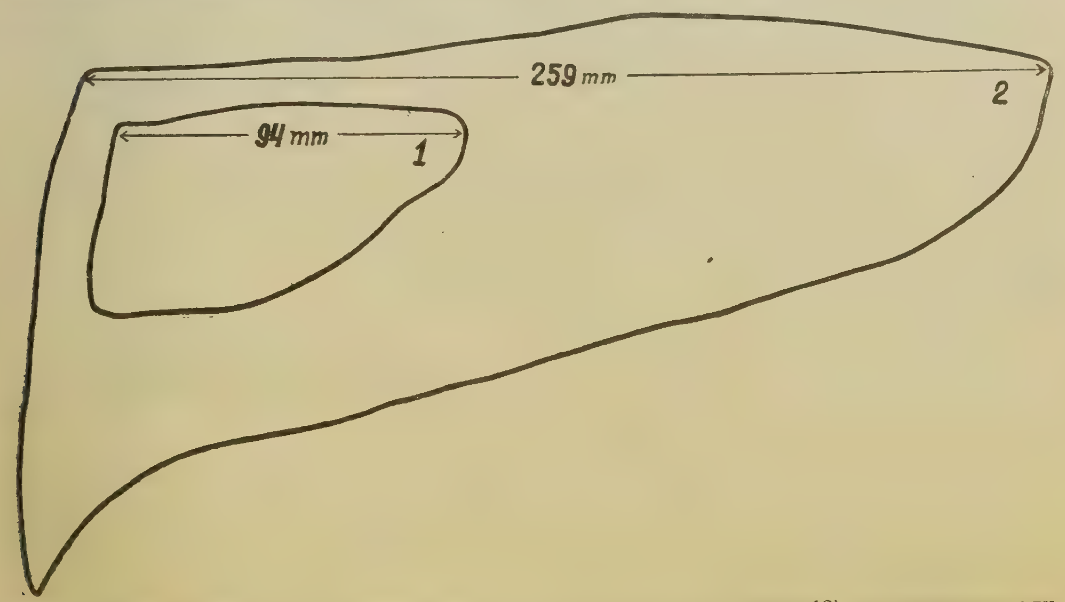


Рис. 1. Крыло белохвостой пигалицы (*1*) и пеночки-пересмешки (*2*), отвечающие одинаковым значениям крылового коэфициента x, следовательно, условно, подобные друг другу

ложены длины, а по ординате—весовые нагрузки, эмпирические точки отдельных видов должны расположиться вблизи прямой, которая при соответствующих масштабах x и y будет итти под углом в 45°. Под понятием длины птицы я подразумеваю особый ее размер, действительно пропорциональный ее величине (значения этого размера указаны в приведенной выше таблице в столбце „длина туловища“), а именно длину тушки от конца последних шейных позвонков до

начала свободных хвостовых. Все другие промеры длины, как, например, от конца клюва до конца хвоста или суждение о размерах птицы по какой-либо части ее тела (например, крыло, клюв, плюсна), не могут быть признаны пропорциональными ее размерам, так как включают в себя могущие самостоятельно варьировать части. Для этой цели пригоден еще размер, предложенный Г. Бёкером (2), но он менее удобен при полевой работе и к тому же большая часть моего материала была собрана прежде, чем я получил возможность прочесть работу Бёкера.

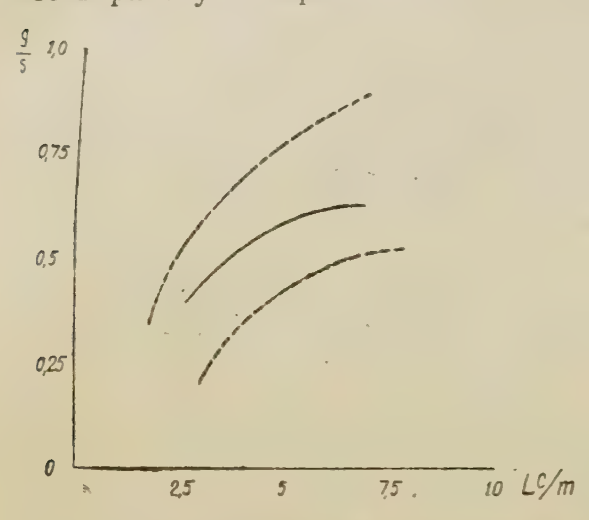


Рис. 2. Изменение весовой нагрузки крыла в связи с изменением размеров птицы. Пунктир ограничивает расположение эмпирических точек, сплошная линия—вычисленная кривая (из Н. А. Гладкова, 1936)

При нанесении полученных мною данных на график я убедился, что изменение весовой нагрузки происходит по кривой. Прирост весовой нагрузки происходит тем медленнее, чем крупнее птицы. В выражении $S=\alpha L^2$, где S—площадь крыла птицы, L—длина птицы, а α — коэфициент пропорциональности, этот коэфициент не остается постоянным, а несколько увеличивается соответственно увеличению L. Поэтому площадь крыла большой птицы непропорционально больше, чем у мелкой. Это и обусловливает замедленный рост весовой нагрузки. Мы не можем себе представить эту кривую продолжающейся вправо бесконечно. Это привело бы нас к птицам, у которых все тело является только как бы придатком к чрезмерно развитому крылу. Принимая во внимание, что крыло имеет соответствующую толщину и должно иметь вес, мы получим на продолжении кривой птиц, которые не смогут управлять своим крылом.

На рис. 3 показан силуэт стрижа с крыльями, которые бы он должен был иметь, если бы размер птицы увеличить в 10 раз, оставив весовую нагрузку неизменной. Отсюда видно, что линейная пропорциональность между туловищем птицы и ее крылом будет нарушена. Для сравнения рядом приведен силуэт нормального стрижа.



Рис. 3. Силуэт нормального стрижа (слева) и силуэт стрижа, увеличенного в 10 раз (справа) при сохранении того же значения весовой нагрузки и при соответствующем увеличении крылового коэфициента. Масштаб между правым и левым рисунком не соблюден

Это приводит нас к мысли, что в природе существует какой-то максимальный предел для величины могущей летать птицы, предел, определяемый ее анатомическими и аэродинамическими свойствами. Из работы Мюлленгофа, а также из непосредственных наблюдений видно, что среди насекомых существует огромное разнообразие в форме крыла и в соотношениях между площадью и величиной тела насекомого. Этому разнообразию соответствует и разнообразие в полете насекомых. У птиц подобное же разнообразие немыслимо без

серьезных нарушений анатомической структуры птицы. Эти нарушения быть может ведут нас за границы изменчивости (анатомических особенностей) класса. Увеличение размеров птицы без таких нарушений мыслимо лишь, если точки, соответствующие весовым нагрузкам крыла, уклоняются более или менее резко вверх, т. е. при соблюдении равенства $S = \alpha L^2$ и при соотношении веса и площади, отвечающим равенству $\frac{\sqrt[3]{G}}{\sqrt{S}} = \text{const}$. Но для подобного случая мы будем иметь чрезмерное увеличение весовой нагрузки, а уже целый ряд авторов высказывал мысль, чти это увеличение не позволит птице летать. Таким образом, и в этом случае существует максимальный предел могущей летать птицы.

Правда, насколько я знаю, до А. Пюттера только один Гельмгольтц (8) сделал попытку обосновать существование известного предела для летающей птицы. Изучить этот вопрос очень важно, так как на первый взгляд мы впадаем здесь в противоречие. Большинство крупных птиц является как раз прекрасными летунами и, конечно, человек, издавна мечтавший о полете подобно птицам, укреплял свою мечту не на примере каких-нибудь синицы и воробья, которые, кстати сказать, имеют малую нагрузку, а наблюдая огромных хищников — орлов или грифов, которые часами кружатся в поднебесье, поднимаясь без видимой работы крыльев на все большую и большую высоту. Чтобы разрешить это кажущееся противоречие, я попытаюсь ниже более подробно обосновать значение весовой нагрузки для полета птицы и проверить, насколько правильно утверждение, что при увеличении нагрузки птица проигрывает в своей способности к полету и в конце концов уже не может летать [1].

Э. Марей (15) разбирает этот вопрос в специальной главе и приходит к выводу, что увеличение нагрузки не может иметь отрицательного влияния на полет птицы. Указанный автор, подобно Р. Ленденфельду, исходит в своих соображениях из равных количеств ударов крыла и равных углов взмаха, в силу этого птица бóльших размеров, имеющая большое крыло, имеет по Марею и некоторое преимущество в величине производимой этим крылом работы, что компенсирует будто бы относительно меньшую его площадь, меньшую парусность. Однако это рассуждение Марея неосновательно, так как число взмахов крыла в секунду у разных видов птиц различно и это достаточно хорошо было известно Марею, который предложил даже формулу изменения числа взмахов в зависимости от величины птицы. Кроме того, еще не доказано, что при прочих равных условиях увеличение весовой нагрузки действительно компенсируется бóльшим количеством работы, которую производит крыло птицы бóльших размеров.

Вернемся, однако, к материалам Мюлленгофа, который отрицал какую бы то ни было связь между размерами птицы и ее весовой нагрузкой. Мюлленгоф произвел большое количество измерений, но, к сожалению, его данные не могут быть сведены в одну табличку с моими, так как Мюлленгоф пользовался весом и площадью проекции всей птицы, совершенно не прибегая к линейным измерениям. Чтобы

---

1 Замечу, что на мой взгляд пологость рассматриваемой кривой говорит об известном приспособлении среди птиц, позволяющем им достигать сравнительно больших размеров без какой бы то ни было потери способности к полету. В противном случае, я думаю, максимально возможный размер летающей птицы был бы значительно меньше.

построить по его данным график, аналогичный приведенному выше, я сделал допущение, что линейный размер птицы можно считать пропорциональным кубическому корню из ее веса. Произведя вычисления корней, я отложил найденные величины на оси абсцисс, на оси ординат отложил вычисленные мною отношения веса птицы к ее площади. В результате график должен показать связь между величиной птицы и ее весовой нагрузкой. Нанесение эмпирических точек на график хотя и не дало такой же ясной картины, как в моем материале, но все же показало, что известное нарастание весовой нагрузки по мере увеличения величины птицы происходит. Чтобы лучше разобраться в полученной картине, я распределил птиц по родствен-

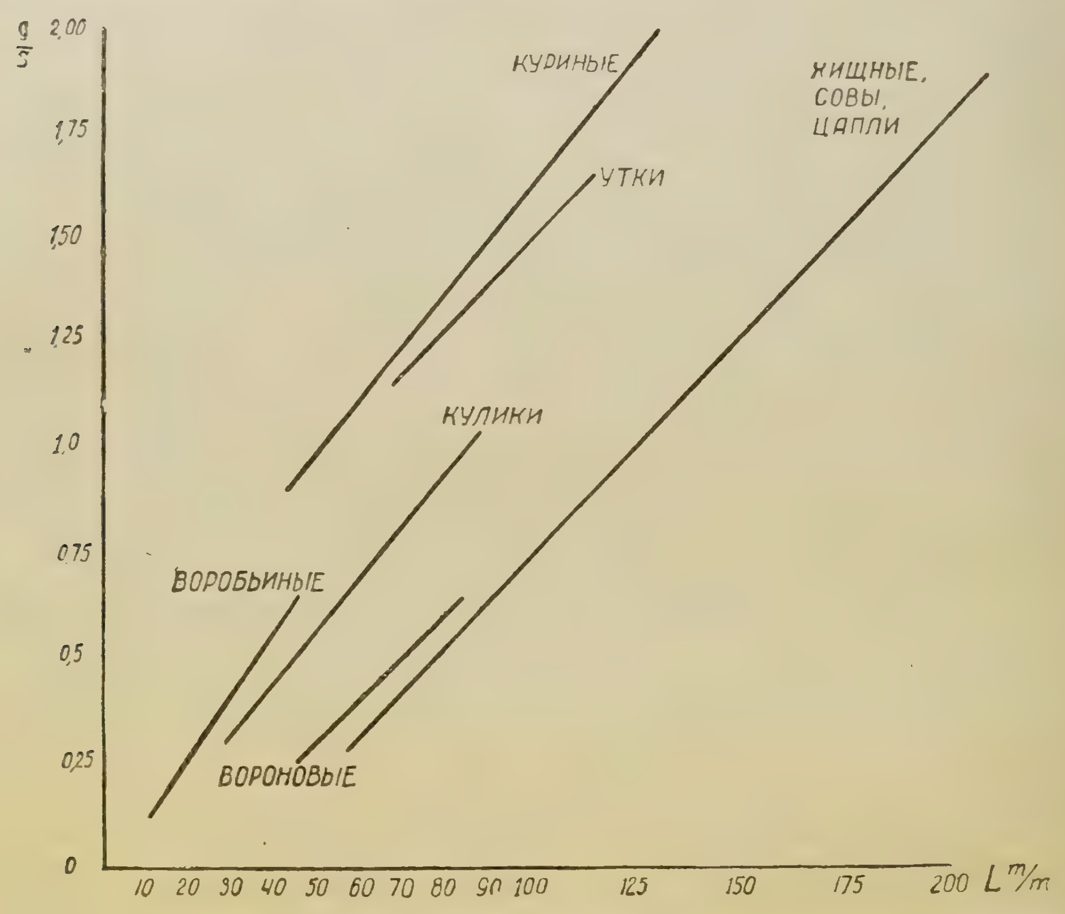


Рис. 4. Изменение весовой нагрузки крыла в связи с изменением размеров птицы. Вычисление по данным К. Мюлленгофа

ным группам, принимая, что внутри родственных групп мы можем ожидать наибольшую близость конфигураций птиц. В пределах каждой группы удалось обнаружить пропорциональность между L и G/S, которая более или менее близко отвечает равенству $G/S = \beta/\alpha . L$.

Найденные мною прямые (рис. 4) идут почти параллельно друг к другу, образуя угол с осями координат, довольно близкий к 45°. Во взаимном их расположении можно уловить известную последовательность. Попробуем пересечь наши линии вертикальной прямой, скажем, где-нибудь около $x = 70$. Вы видим, что среди равных по весу птиц наименьшую весовую нагрузку имеют хищники и совы, здесь же на нижнем конце прямой находит свое место и чайка (Larus melanocephalus). Близкую, но все же бо́льшую весовую нагрузку имеют вороновые (Corvidae). На прямой вороновых лежит также точка сизоворон-

ки (Coracias garrula). Далее перпендикуляр пересечет прямую куликов, имеющих уже значительно большую весовую нагрузку. Еще большую нагрузку имеют утки и затем куриные. Расположение прямых показывает, что лучшие летуны имеют меньшую весовую нагрузку, худшие — бо́льшую.

Линия, параллельная оси абсцисс в точках пересечения с нашими прямыми, даст виды, имеющие равные весовые нагрузки, но отличающиеся по весу. Самыми мелкими на заданную нагрузку будут куриные птицы, затем утки. Кулики уже значительно крупнее, чем имеющие ту же нагрузку утки или тем более куриные. Самыми крупными птицами на заданную нагрузку будут хищники.

Каждой изображенной на графике прямой отвечают свои постоянные значения коэфициента α и β, которые изменяются в том же направлении, как расположены прямые. Чем ниже или чем правее расположена прямая, тем бо́льшему коэфициенту пропорциональности α она соответствует.

Рассматривая прямые, можно установить, что в пределах родственных групп птиц закон возрастания весовых нагрузок пропорционально величине птицы полностью подтверждается. Каждой группе птиц соответствует свое постоянное значение отношения $\frac{\sqrt[3]{G}}{\sqrt{S}}$ со своим очень мало колеблющимся значением β/α.

Изучение прямых показывает, что наибольших размеров достигают птицы, имеющие как правило меньшие нагрузки. Можно сделать предположение, что каждая прямая имеет предел весовых нагрузок и свой предел веса. Дальнейшее увеличение размеров птицы возможно только при переходе от левой прямой к правой, т. е. при резком нарушении пропорциональности. Оставив в стороне уток и куриных, мы можем, на основании своего эмпирического материала, сказать следующее: увеличение размеров птицы происходит в известных пределах при сохранении пропорциональности, причем весовая нагрузка все время увеличивается. Затем для дальнейшего увеличения птицы требуется резкое нарушение пропорциональности, что сразу снижает весовую нагрузку и позволяет птице не терять в способности к полету. Особенно наглядны прямые воробьиных. Если линию Corvidae приподнять несколько вверх, она сольется в одну прямую с другими Passeres. Кстати сказать, из воробьиных как раз именно вороновые наиболее часто пользуются скользящим полетом и проявляют способность к парению. Линия куриных показывает, что большие весовые нагрузки связаны с плохим полетом. Точно так же и правая, наиболее высокая часть линии, хищники—совы, также уже не содержит мастеров гребного полета (здесь грифы и т. д.), птица переходит на иной тип полета — на парение. Переход, как мы увидим дальше, вызван нарастанием весовых нагрузок. Дальнейшее увеличение размеров птицы (без потери способности к полету) возможно лишь путем новых и новых нарушений пропорциональности, путем отнесения прямой все более вправо, что вызывает увеличение α, а это приведет нас, как я сказал уже выше, к непомерному развитию крыльев, что и показано на рис. 3.

Приведенные на чертеже прямые очень точно согласуются с кривой на рис. 2. Достаточно откинуть куриных и уток, которых в моем материале не было, самых крупных куликов и крупных хищников и оставшиеся точки расположатся в том же порядке, как и на первом графике.

Точки птиц, часто прибегающих к скользящему полету, расположены в верхней и правой частях чертежа. Чем выше и правее точка, тем способность к скользящему полету у птицы бо̀льшая. Птицы, приходящиеся на левый нижний угол чертежа, скользящим полетом не пользуются.

Г. Бёкер (2) в своей работе о филогении разных типов полета показывает зависимость характера полета птицы от соотношения длины костей скелета крыла и длины самой птицы. Таким образом, тип полета птицы определяется прежде всего анатомическим строением летательного аппарата. Однако, внимательно вчитываясь в материалы Бёкера, можно видеть, что внутри каждого типа полета более крупные птицы как-то отличаются полетом от более мелких. Так, например, гуси и лебеди, полет которых Бёкер относит к типу Flatterflug, в достаточной степени отличаются полетом от принадлежащих к тому же типу лысух, поганок и т. д., хотя крыловые индексы всех этих птиц очень близки: плечо у них длиннее предплечья. Изучая полет этих птиц, мы видим, что у гусей и лебедей не наблюдается высокая частота ударов крыла, столь характерная для Flatterflug, и исчезают некоторые другие его признаки. Это обстоятельство не прошло мимо внимания Бёкера и он отмечает, что полет гуся и лебедя, точно так же как полет уток, лысух, поганок и чистиков, несколько отличается от полета куриных птиц, которые являются наиболее типичными представителями этого типа полета. Это находит свое отражение и в некоторых особенностях анатомического строения. Но несмотря на это, по мнению Бёкера, все они должны быть отнесены к одному типу полета, так как у всех плечо длиннее предплечья.

В данном случае мы видим, что в основу определения принадлежности птицы к тому или иному типу полета положено изучение ее анатомического строения, точнее изучение соотношения длин скелетных частей крыла. Мы предпочитаем несколько иной путь. Мы предпочитаем на основе изучения полета, как он происходит в природе (и, если будет нужно, эксперимента), классифицировать птиц по группам и уже после этого отыскивать то общее в строении птицы, что определяет принадлежность ее к данной группе.

Полет гуся и лебедя есть типичный пропеллирующий полет Демолля (5), в то время как поганки и утки и в особенности чистики обнаруживают в полете ряд признаков, которыми Демолль характеризует высотный полет (амплитуда взмаха крыла, которая у чистика очень велика, и частота взмахов). Пологость траектории летящих поганки, утки и чистика типична для пропеллирующего полета. Эта пологость есть, несомненно, функция величины птицы. Однако вспугнутая выстрелом утка может переменить горизонтальный полет на почти вертикальный и поднимается ввысь под очень большим углом.

Последнее является характерным признаком высотного полета, как его определяет Р. Демолль. Кроме того, весьма мало вероятно, чтобы короткое жесткое крыло поганки или лысухи могло функционировать так сложно, как то известно для крыла чайки, с характерными для пропеллирующего полета перекосами дистальной и проксимальной части крыла. Полет уток, поганок и других близких к ним птиц не укладывается в типы полетов, устанавливаемых Демоллем на основе изучения, главным образом, чайки и воробьиных. С этой точки зрения водоплавающие, а также куриные требуют еще серьезного изучения. Но как бы то ни было, можно сказать определенно, что полет водоплавающих резко отличен от полета мелких птичек,

а из водоплавающих гуси, лебеди и некоторые другие летают несколько иначе, чем все остальные, и не могут быть объединены с ними в одну группу по типу полета.

Таким образом, в пределах одного типа полета, устанавливаемого Бёкером, мы можем проследить, несмотря на сходство в анатомическом строении крыла, определенные различия в характере полета между более крупными и более мелкими видами, различия, которые не позволяют объединять эти виды в один тип полета. Самый переход от одного типа строения крыла к другому, от одних индексов, определяющих характер полета, к другим можно рассматривать как указанное мною раньше изменение коэфициента α. К сожалению, достаточного материала, чтобы произвести сравнение, нет, но я полагаю, что при достаточно большом числе исследованных видов мы получим картину, аналогичную с результатами моей обработки материалов Мюлленгофа. Тип полета Flatterflug обнимает виды, которые относятся к левым верхним прямым рис. 4, т. е. куриных и уток. Высотным полетом [1] пользуются виды, относящиеся к средним прямым; сюда относятся прежде всего воробьиные, из них вороновые отнесены Бёкером к специализированному высотному полету и на графике они расположены отдельно от остальных воробьиных. Кулики тоже относятся к птицам, летающим специализированным высотным полетом. И, наконец, парящие птицы принадлежат к самой правой прямой (к прямой хищников, сов, цапель) и, главным образом, к ее правой верхней части.

Мы видим, следовательно, что переход от одного типа полета к другому сопровождается соответствующим изменением крылового коэфициента α, определяющего соотношение между площадью крыла и весом птицы. Вороновые, летающие специализированным высотным полетом, отличаются от остальных воробьиных как соотношением длин скелетных частей крыла, так и крыловым коэфициентом. Последний у вороновых больше, вследствие чего они могут иметь бо́льшие, чем остальные воробьиные, размеры без соответствующего увеличения весовой нагрузки. Точно так же не выходя за пределы каждого из устанавливаемых Бёкером типов полета, т. е. при неизменном соотношении длин скелетных частей крыла и при более или менее постоянном α, мы можем проследить изменение характера полета. В особенности это выражено среди видов, составляющих прямую: хищники, совы, цапли. К типу парящего полета принадлежат крупные виды, расположенные в правой верхней части прямой, мелкие виды, принадлежащие к нижней части прямой, не являются настоящими парящими птицами. В данном случае мы имеем, при неизменном α некоторые изменения в строении крыла, что по причине увеличивающихся весовых нагрузок позволяет птице перейти на парящий полет. Сравнивая типы полета, как разные ступени по пути специализации к продвижению в воздухе, Бёкер берет примером крайнего типа альбатроса, который в моем графике (рис. 4) должен получить место в самой верхней правой его части, т. е. и по весовой нагрузке и по значению крылового коэфициента α тоже занимает крайнее место, имея указанные величины, близкие к предельным.

---

1 Надо заметить, что содержание понятия высотного полета в смысле Бёкера совершенно не совпадает с содержанием этого термина по Демоллю. У первого мы имеем, кроме того, несколько расплывчатое определение, так как Бёкер исходит при установлении типов не от изучения методики полета, а от изучения строения крыла. По этой же причине и другие типы полета Бёкера при всей их четкости с точки зрения анатомии на самом деле не вполне определенны и охватывают виды, которые следовало бы различать по их полету.

Но как же разрешается противоречие, заключающееся в том, что есть максимальный предел размеров для птицы, перешагнуть который она не может без потери способности к полету, а между тем ряд очень крупных и тяжелых птиц (как тот же альбатрос) являются прекрасными летунами?

Поскольку я в своих рассуждениях имею в виду длительный установившийся полет, т. е. горизонтальный полет неизменной скорости (Freierflug в смысле Демолля), напомню два уравнения, определяющих возможность установившегося полета самолета, которые определяют также и полет птицы

$$P=G=C_y \rho\ Sv^2$$
$$Q=\Phi=C_x \rho\ Sv^2$$

Для установившегося полета необходимо, чтобы подъемная сила (P) равнялась весу (G) летящего тела, а лобовое сопротивление (Q) равнялось силе тяги (Ф). Подъемная сила и тяга определяются, как произведение квадрата скорости на площадь несущей поверхности, умноженной на плотность воздуха (ρ) и на некоторый коэфициент пропорциональности (C_y и C_x), определяемый эмпирически и для птиц неизвестный. Из этих формул следует, что птица, увеличенная втрое (при сохранении подобия), должна увеличить подъемную силу в 27 раз, иначе она будет терять высоту. Несущая поверхность крыла такой птицы увеличивается в 9 раз и, следовательно, для сохранения равенства необходимо увеличение скорости в $\sqrt{3}$ раз. При этих новых условиях лобовое сопротивление увеличится тоже в 27 раз и для преодоления его, т. е. для увеличения скорости полета в $\sqrt{3}$ раз, птица должна развить работу в 27 раз бо́льшую, чем птица меньших размеров. Между тем энергия птицы не возрастает в той же пропорции, она растет, примерно, пропорционально ее поверхности. А это значит, что при увеличении размеров птицы диапазон скоростей ее полета суживается (нижняя граница определяется приведенной выше формулой, верхняя—количеством развиваемой птицей работы). Минимально возможная скорость полета все приближается к максимально возможной и, наконец, ее достигает. Крупная птица летает, производя работу, близкую к максимуму. Изменить затрату энергии, сбавить скорость она не может. При дальнейшем увеличении размеров птицы полет становится для нее невозможным: птица не в состоянии дать мощность, обеспечивающую силу тяги, минимально необходимую для длительного установившегося полета. А. Пюттер (17) дал довольно обстоятельные расчеты изменения усилий, которые могут производить птицы разных размеров. Правда, его данные требуют пересмотра и быть может существенных изменений, но сейчас нам важна основная устанавливаемая им закономерность. Я воспользовался данными Пюттера для составления нижеследующей таблички (рис. 5).

Из чертежа видно, что, в то время как линия максимально возможных скоростей, какие доступны птице малых размеров, снижается с увеличением ее тела (v), по Пюттеру максимальная скорость, которую может развить птица при длительном установившемся полете, обратно пропорциональна $\sqrt[6]{G}$, линия, отвечающая минимальным скоростям установившегося полета, неуклонно идет вверх и, наконец, пересекается с предыдущей. Максимальная скорость, которую могут развить при продолжительном полете дрофа и лебедь, по Пюттеру меньше той скорости, при которой птица может держатся в воздухе,

не теряя в высоте [1]. И действительно, крупные птицы, как, например, орлан, гриф, в случае длительного полета почти не пользуются силой своей мускулатуры, которой, как показывает Пюттер, для этой цели недостаточно. Крупные птицы используют для полета внешний источник энергии—движение воздуха, в случае длительного полета они прибегают к парению. Таким образом, парение является необходимым следствием увеличения размеров птицы, это создает выход из противоречия между минимально необходимой и максимально возможной скоростями гребного полета крупной птицы. Благодаря переходу на парение птица может увеличиваться в размерах, не теряя в способности к полету. Не случайно поэтому, что упомянутый мной выше альбатрос, весовая нагрузка которого, кстати сказать, очень высока, дает нам образец так называемого динамического парения.

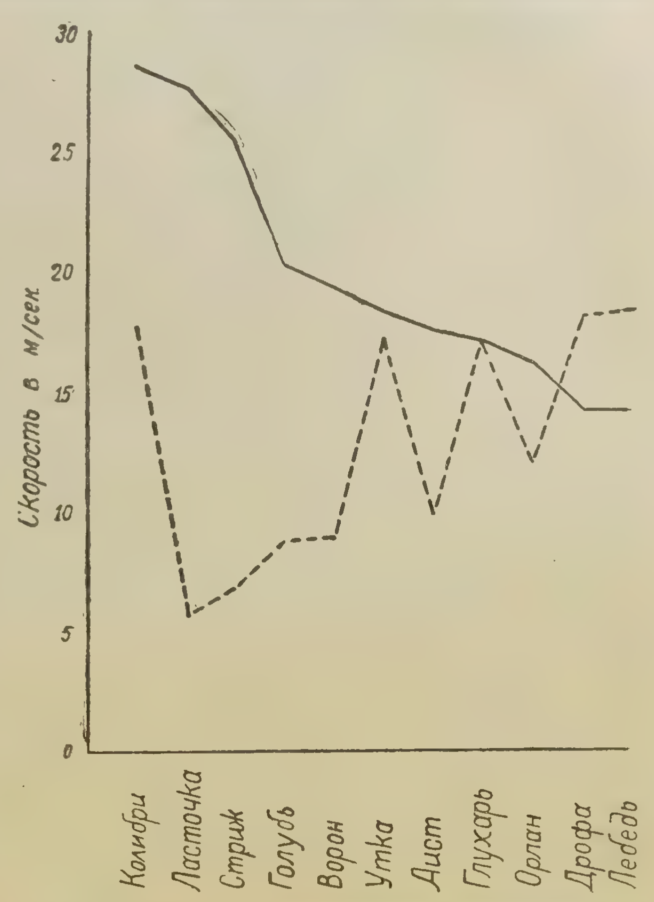


Рис. 5. Изменение максимальных и минимальных скоростей длительного полета. Сплошная линия— максимальная скорость, которую может развить птица в условиях длительного полета. Пунктир— минимальная скорость, необходимая для полета птицы

На краткие промежутки времени птица может дать мощность, во много раз превышающую мощность длительного полета, поэтому и самые крупные птицы могут производить взлет и посадку, требующие, как известно, увеличенной работы, для этой цели они только временами могут пользоваться гребным полетом, парить же они могут часами и притом на значительной высоте.

Рунге в своей речи о парении (18) указал, что мелким птицам требуется для осуществления парения меньшая вертикальная слагающая ветра, чем то нужно крупным птицам и, следовательно, мелкие птицы находятся по отношению к парению в лучших условиях. Почему же они не парят? В объяснение этого Рунге указывает, что мелкие птицы продуцируют очень много энергии, вследствие чего развиваемая ими скорость активного продвижения всегда выше скорости парения, т. е. парение им менее выгодно. И действительно, если мы вернемся к последнему графику (рис. 5), то увидим, что для ласточки и стрижа, а также голубя и ворона способность активного продвижения намного превышает минимально необходимые

---

[1] Цифры, на основе которых составлен график, следует рассматривать как очень приблизительные. Главное здесь не в том, в какой именно точке происходит пересечение кривых, а в том, что они действительно при продвижении по абсциссе вправо пересекаются.

скорости полета, с увеличением размеров птицы диапазон скоростей уменьшается. Таким образом, принимая данные Рунге, можно заключить, что мелкие птицы обладают потенциально широкими возможностями полета, включая сюда и парение. У крупной птицы эти возможности уже и переход к парению является для них необходимым, вынужденным, поскольку продолжительный гребной полет для крупной птицы уже невозможен. К этому можно еще добавить, что для мелкой птицы парение является излишним, так сказать, нецелесообразным. Необходимость быстрого продвижения в поисках корма и постоянной задержки на месте требуют активного продвижения, в случае необходимости перелета значительного пространства мелкие птицы могут развивать скорость значительно бо́льшую, чем они имели бы при парении. Р. Демолль (5) полагает, например, что так называемый волнистый полет (Wellenflug) мелких птиц есть результат слишком большой энергии полета. Чтобы задержать нарастание скорости, птица делает паузу в работе крыльев, прижимая их к бокам тела. Демолль говорит при этом, что возможность использования такой паузы для скольжения исключается, так как планирующий компонент не играет у мелких птиц никакой роли. Последнее замечание противоречит только что приведенному взгляду Рунге, что мелкие птицы находятся по отношению к планированию в лучших условиях, чем крупные.

Наблюдение показывает, что мелкие птицы, собравшись в стаи, часто проделывают воздушные эволюции, в которые в качестве необходимого их элемента входит скользящий полет. Некоторые наблюдатели считают возможным даже говорить о парении птиц в этот момент, что, конечно, является уже преувеличением. Я считаю, что скользящий полет так же, как и парение, возможен у птиц, начиная лишь с некоторой их величины, поэтому с моей точки зрения скольжение мелких птиц может быть объяснено тем, что при построении птиц в стаи возникают какие-то новые аэродинамические условия полета, которые и позволяют птице прибегать к скользящему полету. Работы В. В. Шулейкина показывают, что особые условия при полете птиц стаей действительно имеют место.

Если мы говорим, что весовая нагрузка крыла у разных видов птиц различна, и в общем чем крупнее птица, тем нагрузка больше, то не следует забывать, что нагрузка у каждого данного вида птиц может значительно изменяться в связи со временем года. Ф. Греббельс (7), который отрицал значение весовой нагрузки для полета птицы, указывал в числе прочих доводов, что вес птицы осенью увеличивается на 30% по сравнению с ее летним весом и, при неизменной площади крыла, это должно отразиться на весовой нагрузке. Об изменении веса птицы в течение года писал О. Зедлиц (22), о том же говорят богатые материалы по весу птиц, собранные А. Н. Формозовым. Мне кажется, это увеличение нагрузки крыла к осени имеет существенное для полета значение. Бо́льший вес птицы при неизменной площади крыла обусловливает бо́льшую инерцию полета, бо́льшую его скорость. Полет птицы, следовательно, осенью видоизменяется в направлении, благоприятствующем ускоренному перелету сравнительно больших пространств, а с другой стороны, накопленные в птице запасы энергии позволяют ей делать более длительный перелет без остановок для принятия пищи, что для некоторых перелетных видов необходимо. В данном случае, следовательно, увеличение весовой нагрузки несколько расширяет в определенном направлении пределы возможностей полета, о которых говорил Р. Пюттер (17).

Из изложенного следует, что для мелких птиц наиболее благоприятным является гребной полет, а для самых мелких, согласно Демоллю (5), полет типа Schwirrflug. Для крупной птицы наиболее благоприятно парение, но элемент гребного полета сохраняется и у них. Птица пользуется гребным полетом при взлете, посадке и при перемене воздушного потока. Наблюдения над движением крыла показывают, что такой полет, как взлет и посадка, требует повышенных мышечных усилий и, следовательно, не может продолжаться сколько-нибудь длительно. Известно, что на краткие промежутки времени птица может дать бо́льшую мощность, значительно превышающую вычисленную Пюттером и показанную у нас на графике. Переход птицы от гребного полета к парению не снимает вопроса о максимальном размере могущей летать птицы, а только отодвигает эту границу вправо. Дело в том, что парение слишком специфично и имеет биологически ограниченное значение. В то время как птицы, пользующиеся гребным полетом, занимают всевозможные экологические ниши и ведут самый разнообразный образ жизни, парение связывает птицу. Парение в его наиболее чистом виде обусловливает длительное нахождение в воздухе с целью высмотреть добычу и затем спуск на землю на более или менее длительное время с ограниченными передвижениями по земле. Самый спуск и подъем затруднительны и птица не может беспрестанно взлетать и перелетать с места на место, как то делают мелкие птицы. И чем крупнее птица тем затруднительнее для нее взлет, и, наконец, мыслим момент, что птица уже не сможет развить необходимой для взлета мощности. Для парящей птицы наиболее благоприятен образ жизни грифа[1], т. е. только одна экологическая ниша, видового разнообразия здесь ожидать невозможно. Всякие уклонения, как, например, поиски пищи на земле, несомненно ставят бегающую птицу в преимущественное положение перед летающей и, таким образом, способствуют редукции полета. Нетрудно видеть, что крупные куриные птицы с их напряженным и кратковременным полетом не имеют возможности в силу биологических причин компенсировать недостаток гребного полета парением и, можно сказать, стоят на известной ступени редукции полета. Фазан, будучи вспугнут раза два-три подряд, уже не может больше взлетать и спасается бегом. Именно отход от полета позволяет куриным достигать сравнительно крупных размеров. Понятно поэтому, что наибольших размеров из ныне существующих птиц достигают бегающие (Ratitae), а не летающие.

Бёкер (3), устанавливая биоанатомический ряд бегающих птиц, указывает на постепенное увеличение размеров их в этом ряду. Бегающие птицы могут иметь большую величину, так как вопрос о максимальном размере в данном случае не может быть поставлен. Ряд бегающих птиц Бёкера есть в то же время ряд редукции способности птиц к полету, доходящей у некоторых видов до полной невозможности летать. Те птицы, которые, приспособившись к разыскиванию пищи на земле, все же не потеряли способности к полету (Liwicolae), не достигают особенно больших размеров.

Из того обстоятельства, что пропеллирующий полет, которым летают крупные и средней величины птицы, является наиболее экономным с точки зрения расхода энергии, можно заключить, что крупные птицы имеют какое-то преимущество перед птицами мелкими. На деле это не совсем так. О. Шторх (21), сравнивая полет насекомых и птиц, говорит, что высотный полет дает больше свобод

[1] Для так называемого динамического парения типичен альбатрос.

летающему существу, а полет пропеллирующий слишком ограничен. И мы видим из рис. 4, что действительно, чем крупнее птица, тем меньше у нее хотя бы диапазон скоростей. Парящий полет, как сказано, слишком ограничен в своих возможостях, слишком специализирован.

Интересно в связи с моим исследованием упомянуть о некоторых вымерших формах. Начнем с археоптерикса. Это животное имело размах крыльев, как у куропатки, а несущую поверхность, равную несущей поверхности фазана. Ф. Штельвааг (20) определяет его вес примерно в 200—350 г. Весовая нагрузка археоптерикса больше, чем у близкой к нему по весу куропатки. Из вычисленной Штельваагом формулы ($\sqrt{S}:\sqrt[3]{P} = 0{,}198$; 0,210 и 0,241) следует, что коэфициент пропорциональности крыла у археоптерикса меньше, чем у куропатки (у последней $\sqrt{S}:\sqrt[3]{P} = 0{,}306$), следовательно, в этом отношении археоптерикс находился в худших условиях, чем современные нам куриные, и вряд ли мог хотя сколько-нибудь летать. Штельвааг ограничивается указанием, что археоптерикс был близок по образу жизни к куропатке и фазану, но обладал еще меньшими способностями к полету. Я считаю что в отношении археоптерикса можно высказаться более определенно и вполне согласен с мнением Бёкера (3), а также и Г. Лилиенталя (11), что археоптерикс не летал, а карабкался по ветвям с помощью передних конечностей и возможно бегал по земле, балансируя своими несовершенными еще крыльями. Во всяком случае развитие в дальнейшем полета могло иметь место лишь при увеличении крылового коэфициента α или при уменьшении размеров, что должно было привести к соответствующему уменьшению нагрузок. Необходимо было так же и общее изменение конфигурации птицы.

Из вымерших летающих существ значительно более крупных, чем птицы, мы знаем птеродактиля. Его вес, как указывает Ф. Люкас (13), был около 12 кг — вдвое больше, чем вес кондора, вес птеранодона был около 20 кг. Я далек от мысли проводить аналогию между птицей и птеродактилем, все сказанное мною в этой статье относится только к птицам и максимальная величина птицы как летающего животного, конечно, может быть превзойдена другими животными, имеющими иную организацию. Хотя и для этих последних, следуя высказанным мной соображениям, может быть установлен максимальный предел размеров. Изучение данных Ф. Люкас и С. Ланглея (9) показывает, что крыловой коэфициент пропорциональности у птеродактиля много больше, чем у какой-либо из известных нам птиц. Это вполне подтверждает высказанную мною ранее мысль (4), что летающие существа, имеющие очень крупные размеры, должны иметь анатомические особенности, не укладывающиеся в известные нам пределы изменчивости класса птиц, т. е. эти существа, уже не могут быть птицами. Если сопоставить вес и нагрузку крыла птеродактиля с таковыми же величинами птиц и нанести соответствующую точку на график, то, я думаю, точка птеродактиля поместится правее и выше, чем точки хищников на рис. 4 [1], т. е. остается верным положение, что дальнейшее увеличение размеров возможно лишь при соответствующем изменении крылового коэфициента α, которое для птиц уже, повидимому, невозможно.

У птиц мы отмечаем по мере увеличения их размеров бóльшую специализацию полета, отсутствие той свободы полета, которую от-

[1] Я не вычислял точно значения всех этих величин, так как производить количественное сравнение можно лишь на материалах одного и того же автора.

мечает О. Шторх (21) при сравнении насекомых с птицами. Возможно, идя дальше к животным больших размеров, к птеродактилю и птеранодону, мы могли бы констатировать еще большую специализацию, еще большее отсутствие свобод. Такое предположение возможно, но я не рискую пока обобщать устанавливаемые на птицах отношения и на других животных без специального изучения последних.

Резюмирую кратко выводы. Мелкие птицы, продуцирующие много энергии, пользуются геликоптерным принципом полета, сближающим их с насекомыми. Русского названия этому типу полета нет, в Германии его называют Schwirrflug. С увеличением размеров птица переходит на иной тип полета, пропеллирующий полет, требующий меньше затраты сил. При дальнейшем увеличении птица все больше пользуется парением и, наконец, переходит на парение как основной тип полета. Дальнейшее увеличение птицы, повидимому, невозможно без потери ею способности к полету. Анатомические различия в сстроении крыла птицы находятся, повидимому, в известной связи с указанной закономерностью в изменении типа полета и частично приводят к тому, что крыло бо́льшей птицы не только абсолютно, но и относительно больше. Это позволяет большой птице сохранить способность к полету. Можно указать ряд птиц бо́льших размеров и не укладывающихся в высказанную мною схему. Но все это птицы, получившие большие размеры за счет потери в той или иной степени своей способности к полету.

ЛИТЕРАТУРА

1. Blix M., Beobachtungen und Bemerkungen über den Flug der Vögel, Zeitschr. f. Biol., Bd. XXI, N. F. III, München und Leipzig, 1885.— 2. Böker H., Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie, Journ. f. Ornith., LXXV, H. 1, Berlin, 1927.— 3. Böker H., Vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, Jena, 1935.— 4. Гладков Н. А., О некоторых аэродинамических свойствах птиц, Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, Отд. биол., т. XLV, Москва, 1936.— 5. Demoll R., Die Flugbewegungen bei grossen und bei kleinen Vögeln, Zeitschr. f Biol. Bd. 90, H. 3., München, 1930.— 6. Garting P., Observation sur l'étendue relative des ailes et le poids des muscles pectoraux chez les animaux vertébrés volants, Arch. Néerlandaises, т. IV, 1869.— 7. Groebbels F., Der Bauplan des Vogels und das Flugproblem, Pflug. Archiv. f. Physiol., Bd. 212, Berlin, 1926.— 8. Helmholtz, Monatsberichte der Berliner Akademie, 1873.— 9. Langley S., The greatest flying creature, Smithsonian Reports, 1901, Washington, 1902.— 10. Lendenfeld R., Der Flug der Libellen, Sitzungsberichte d. Wiener Akademie, Math.-nat. Klasse, Bd. LXXXIII, Abt. I, Wien, 1881.— 11. Licienthal G., Die Biotechnik des Fliegens, Leipzig, 1925.— 12. Lorenz K., Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehungen der Flügel- und Steuerform zur Art des Fluges, Journ. f. Ornith., H. 1, Berlin, 1933.— 13. Lucas F., The greatest flying creature, the great Pterodactyl ornithostoma, Smithsonian Reports, 1901, Washington, 1902.— 14. Марей М., Механика животного организма, передвижение по земле и по воздуху, СПБ, 1875 (перевод с французского).— 15. Marey M., Le vol des oiseaux, Paris, 1890.— 16. Müllenhoff K., Die Grösse der Flugflächen, Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol., H. 9, Bonn, 1884.— 17. Pütter A., Die Leistungen der Vögel im Fluge, Die Naturwissenschaften, 2, 1914.— 18. Runge C., Über den Segelflug, Die Naturwissenschaften, 1922.— 19. Stellwaag F., Der Flug der Insekten und Vögel. Реферат, Die Naturwissenschaften, Bd. 17, 1919.— 20. Stellwaag F., Das Flugvermögen von Archeopteryx, Naturwiss. Wochenschrift, Neue Folge., Bd. 15, Jena, 1916.— 21. Storch O., Libellenstudien, Sitzungsberichte Wiener Akademie, Math-nat. Klasse, Bd. 133, Wien, 1924.— 22. Zedlitz O., Vogelgewichte als Hilfsproblem der biologischen Forschung, Journ. f. Ornith, 1926.

ÜBER DEN ZUSAMMENHANG ZWISCHEN KÖRPERGRÖSSE UND FLUGART BEI VÖGELN

von N. A. Gladkow

(Zoologisches Museum der Moskauer Staatsuniversität)

Zusammenfassung

Fine Analyse der Veränderung des Verhältnisses des Körpergewichtes des Vogels zur Flügelfläche im Zusammenhang mit der Veränderung der Körpergrösse zeigt, dass bei grossen Vögeln dieses Verhältnis grösser ist als bei kleinen.

Im alFle der Beibehaltung der geometrischen Ähnlichkeit nimmt dieses Verhältnis direkt proportional den linearen Massen des Vogels zu. Faktisch besteht bei Vögeln keine solche geometrische Ähnlichkeit, allein unser empirisches Material veranlasst uns, die Richtigkeit der seit Harting und Marey bestehenden Formel $\frac{\sqrt{S}}{\sqrt[3]{G}} = \text{const.}$ anzuerkennen. S bedeutet im gegebenen Fall die Fläche der Flügel, G — das Gewicht. In meiner Arbeit spreche ich von der Gewichtsbelastung des Flügels und benutze daher eine der angeführten entgegengesetzte Formel, nämlich $\frac{\sqrt[3]{G}}{\sqrt{S}}$.

Die Vögel kann man in mehrere durch gemeinsame morphologische Eigentümlichkeiten und gemeinsamen Charakter des Fluges verbundene Gruppen einleiten. Jede Gruppe hat ihren Wert von $\frac{\sqrt[3]{G}}{\sqrt{S}}$ const. In den Grenzen jeder Gruppe verläuft das Anwachsen der Gewichtsbelastung geradlinig (direkt proportional den linearen Massen des Vogels, s. Abb. 4). Wenn man von den Hühnervögeln und Enten absieht, so kann man sagen, dass die Gruppen, welche grosse Vögel umfassen, einem geringeren Wert der Konstante $\frac{\sqrt[3]{G}}{\sqrt{S}} = \text{const.}$ entsprechen, als Gruppen mit kleinen Arten. Die Gewichtsbelastungen der ersteren sind niedriger als die Gewichtsbelastungen der kleinen Arten. Die Hühnervögel bilden eine Ausnahme, die sie in bezug auf den Flug in eine äusserst ungünstige Lage bringt. Ich will mir an den Fasen erinnern, der bereits nach zwei- bis dreimaligen Auffliegen die Möglichkeit verliert zu fliegen.

Die erwähnte Veränderung des Wertes der Konstanten von einer Gruppe zur anderen entspricht seiner Veränderung des anatomischen Baues des Vogels, was als Anpassung betrachtet werden kann, infolge deren die Vögel grosse Ausmaasse ohne wesentliche Vergrösserung der Gewichtsbelastung erreichen können.

Damit der Vogel sich Zustand eines dauernden freien Fluges befinden kann, muss die Geschwindigkeit seiner Fortbewegung einem gewissen Minimum entsprechen.

Die Geschwindigkeit ist durch die Flächenbelastung bedingt. Wie Putter gezeigt hat, wächst die (das gilt für Vögel gleicher Grösse) für den Flug notwendige Minimalgeschwindigkeit mit der Vergrösserung des Gewichtes des Vogels schneller, als die Mächtigkeit des Vogels. Infolgedessen ist ein sehr grosser Vogel nicht im Stande, die für den Flug notwendige Geschwindigkeit zu entwickeln, und geht zur Ausnutzung äusserer Energiequellen über, d. h. er beginnt zu segeln.

Der Energieüberschuss bei den kleinen Vogelarten und der Mangel an Energie bei den grossen bedingt den verschiedenen Charakter des Fluges der Vögel. Die kleinen Vögel machen Flügelbewegungen, die eine relativ grosse Muskelenergie erfordern. Sie zeigen den helikopteren Flugtypus (Hubflug nach Demoll). Grössere Vögel gehen zum Typus des Drachenfluges über. Sie benutzen immer mehr den Gleitflug, bedienen sich immer mehr des Segelfluges und die ganz grossen Vögel. Endlich sind vorwiegend Segelflieger.

Ein im Ruderflug fliegender Vogel kann nicht von unbestimmter Grösse sein; auch der Übergang zum Segelflug hebt die Frage nach der Maximalgrenze des Masses eines zum Fliegen befähigten Vogels nicht auf. Das Segeln schiebt diese Grenze nur etwas hinaus, da dasselbe ein allzu spezifischer Flugtypus ist, und auch der segelnde Vogel in gewissen Momenten des Fluges immerhin gezwungen ist, zum Ruderflug seine Zuflucht zu nehmen.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

ХАРАКТЕР ПЕРЕДВИЖЕНИЙ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ НА НЕБОЛЬШИХ ПЛОЩАДЯХ

Ю. Ралль

Из Государственного краевого института микробиологии и эпидемиологии юго-востока РСФСР (дир. В. А. Бычков)

1. ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

Если достаточно большой (порядка сотен тысяч гектар) район заселен известным количеством животных данного вида, то динамика численности их во всем районе—в его отдельных точках—зависит от различных причин.

Причиной динамики численности во всем районе служат в основном два процесса—смертность и рождаемость. Отсутствие достоверных указаний о массовых передвижениях млекопитающих, например, грызунов, за пределы района снимает вопрос о значении передвижений как фактора динамики численности. Частные передвижения животных в пределах всего района мало влияют на динамику их общей численности.

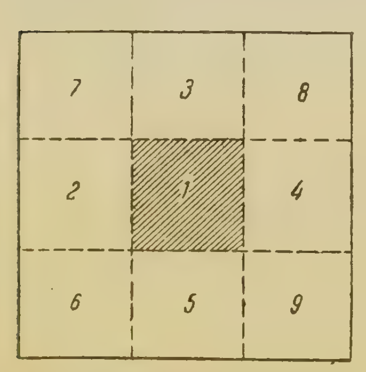


Рис. 1. Схема участков, иллюстрирующая динамическую плотность (объяснение в тексте)

В противоположность этому динамика численности в отдельных пунктах района (скажем, на „небольших площадях“) определяется, как будет показано ниже, в первую очередь передвижениями животных.

Рассмотрим поведение мелких млекопитающих и характер их передвижений на небольшом квадратном участке их естественного местообитания. Изберем площадь в 1 гектар, период времени, равный одним суткам, и мышевидных грызунов в качестве объектов нашего примера.

В течение суток население квадрата 1 (рис. 1) слагается: 1) из его обитателей, совершающих передвижения в поисках корма и по другим причинам (причем часть зверьков этой группы может временно выходить из пределов квадрата, а некоторые могут в него не возвратиться), 2) из посетителей с восьми смежных квадратов, а также с более удаленных, на которые разбита прилегающая местность. Вероятность и размер взаимного обмена населением для квадратов 2, 3, 4, 5 и 6, 7, 8, 9 различны по отношению к квадрату 1, так как он граничит с ними либо сторонами, либо углами. Часть этих посетителей лишь пересекает квадрат 1, являясь „проходимцами“, часть задерживается здесь на короткое время, некоторые же зверьки могут

в нем остаться (поселившись в пустующих норах или соорудив новые).

В течение суток могут иметь место также явления смертности и рождаемости зверьков, вносящие изменения в их численность. Их роль для упрощения опустим.

С точки зрения этих соображений оценим теперь точное значение плотности животных, их количества на единицу площади. Выявленное тем или иным из существующих способов учета (включая и раскопку всех нор), это количество является плотностью в момент наблюдения и представляет известный абстракт от суточной динамики численности и ее разнообразных причин.

Суточное количество обитателей, посетителей и эмигрантов, значительно отличаясь от их плотности на данный момент, определяет степень контакта с инфекцией во время эпизоотий (непосредственно и через эктопаразитов), биологическую конкуренцию, миграции в их тесном значении и ряд других основных вопросов экологии этих животных. Динамика передвижений животных, включая в это понятие интенсивность, величину и характер передвижений, может быть определена более конкретно как динамическая плотность, если относить ее к данному времени и пространству.

Время. Неполноценность статистической плотности (напомню, что это плотность в момент наблюдения) становится особенно наглядной, когда вопрос о численности зверьков в пределах участка переносится с суток на более продолжительные периоды. За декады, месяцы и сезоны плотность данного момента почти теряет свое значение, а связь факторов смертности, рождаемости и передвижений между собой становится столь сложной, что с трудом поддается изучению. Для некоторых общих целей, ввиду наличия циклов жизнедеятельности (и передвижений в том числе) по часам суток, а с другой стороны, по сезонам и т. д., в отдельных случаях динамическую плотность все же можно рассматривать и за это время. Более естественной и всеобщей единицей следует считать суточную динамическую плотность.

Пространство. При наличии динамической плотности на всех квадратах в нашем примере (рис. 1) и вообще на всей изучаемой площади может казаться, что непрерывное передвижение животных по всем направлениям совершается равномерно. Активность организмов, неоднородность окружающей их среды и экологических путей являются причиной крайней изменчивости их плотности в отдельных пунктах, дающей картину приливов и отливов массы животных.

Назовем площадью обегания ту минимальную площадь, на которой в среднем развертывает свою суточную жизнедеятельность представитель того или иного вида.

В случае зигзагообразных перебежек песчанок это будет многоугольник, построенный по всем крайним точкам, где побывал зверек (например, по следам по снегу или на песке), в случае прямолинейной перебежки это будет условная площадь в 2 м шириной и длиной равная всему пути. Суточная динамическая плотность на площади обегания является наиболее естественной единицей при изучении вопросов динамики передвижений животных.

Величина площади обегания связана не только с видовыми особенностями, но и с временем года и другими факторами и подвержена широким колебаниям. Однако почти любая избранная нами в природе площадь служит местом пребывания комплекса видов с различными площадями обегания и сочетать эти моменты в духе изучения их общей динамической плотности на практике очень трудно. До

тех пор пока эти затруднения не преодолены, я предлагаю для мышевидных грызунов песчаной полупустыни относить их динамическую плотность к площади в 1 га.

Динамическая плотность всегда подразумевалась экологами наряду с плотностью статистической, но не служила специальным предметом исследования для малых отрезков времени и пространства. Предварительное изучение этих вопросов в песчаной полупустыне (Волжско-Уральские пески, окрестности Нов. Уштагана) полностью подтвердило их важность для эколога и эпидемиолога. Деятельную помощь в получении материала и составление настоящей статьи мне оказал лаборант Уштаганского чумпункта М. П. Демяшев.

2. ДИНАМИЧЕСКАЯ ПЛОТНОСТЬ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ПЕСЧАНОЙ ПОЛУПУСТЫНИ

Практика изучения численности грызунов на учетно-сменных площадках выдвинула передо мной ряд методических задач. Сущность работы состояла в облове площадей одного размера в различных местообитаниях, чередующихся по календарному плану (изложение метода дано в моих статьях 1, 2, 3).

Убедившись в наличии динамической плотности в условиях песчано-степного биотопа, я поставил ряд контрольных наблюдений в

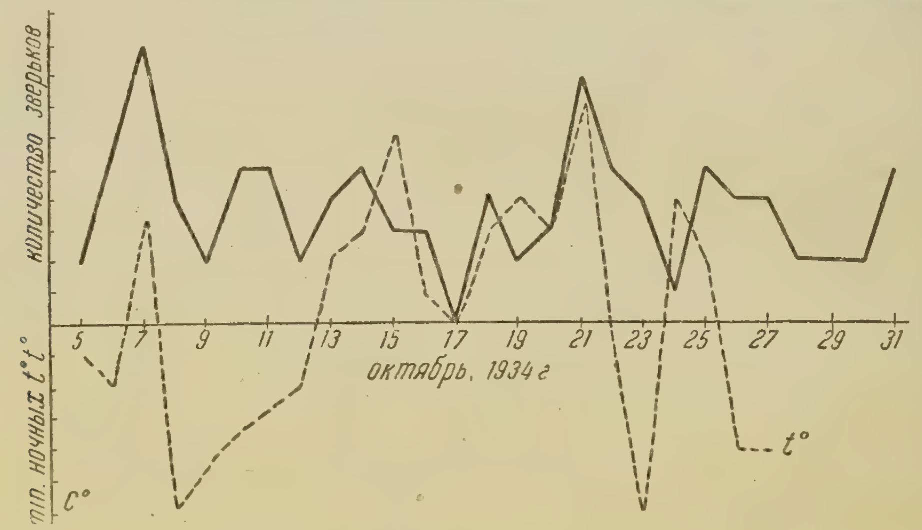


Рис. 2. График вылова 89 зверьков на площадке из 25 нор и min. ночных температур

поисках наиболее правильной методики. При облове всех имеющихся нор в течение некоторого времени возможны минус-ошибка, благодаря проходу части зверьков мимо орудий лова, и плюс-ошибка, благодаря непрерывному набегу зверьков-посетителей со стороны. Оставались неясными характер и размеры этих перебеганий и, следовательно, длительность срока облова каждой площадки. Производились продолжительные обловы специальных участков без перестановки орудий лова в различные сезоны. Результаты этих наблюдений летом и осенью довольно сходны. На рис. 2 приведен график одного из таких обловов в октябре 1934 г. на участке в 0,5 га мелкобугристых песков 25 ловушками с ежедневной проверкой их в течение 30 дней. График убеждает, что зверьки (песчанки Pallasiomys meridianus Pall и Meriones tamaricinus Pall и мышь Mus musculus wagneri Eversm.) вылавливаются непрерывно (за исключением одного дня) и что их количество не имеет тенденции уменьшаться при продолжении облова.

Однако имеет место влияние погоды на интенсивность вылова (а также и на динамическую плотность, как можем теперь сказать мы), что следует из сопоставления с графиком минимумов ночных температур.

Следовательно, при искусственном понижении плотности зверьков на небольшом участке, в условиях лета и осени, величина ее снова возрастает за счет передвижений со смежных участков.

В условиях зимнего снежного покрова М. Демяшев нашел в общем ту же зависимость, однако вылов зверьков носил более прерывчатый характер и в отдельных случаях через 4—5 суток облова участок становился необитаемым. Скорость заселения таких участков не была прослежена, так как норы на них в дальнейшем разрывались. Общий материал по экологии песчанок, служивших основными объектами в этих работах, позволяет отнести их к грызунам с надснеговым образом жизни, так как только для гребенщиковых песчанок наблюдалось наличие небольших коридоров в снегу. Следовательно, можно отрицать возможность их длительного отсиживания под снегом после облова. Кроме того, известно, что основная масса полуденных песчанок ведет зимой полуколониальную жизнь и привязана к территории своих жилищ более, чем в другие сезоны, за исключением некоторых зверьков, остающихся по каким-то причинам одиночными.

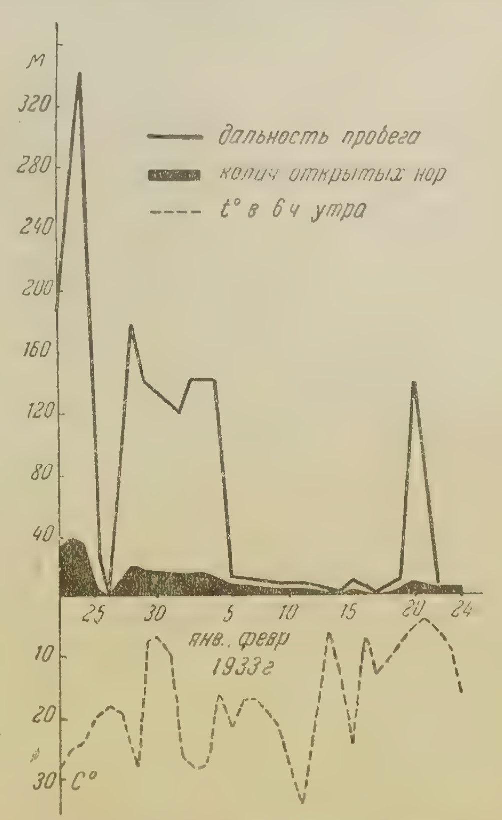


Рис. 3. Поведение одной песчанки P. meridianus в пределах участка в 141 м длиной и 24 м шириной

На рис. 3 изображена зависимость между дальностью зимнего пробега, количеством открытых нор и утренней температурой для единственного экземпляра песчанки P. meridianus за месячный период в степном участке, прослеженная М. Демяшевым. За это время зверек только три раза по ночам не выходил на поверхность, обычно же он более или менее активно посещал ближайшие норы, пользуясь для этого несколькими избранными путями. Попутно обратим внимание, что отсиживание в норе и сокращение пробегов обычно предшествовало по времени понижению температуры воздуха. Возможно, что физиологический аппарат зверька воспринимал различные метеорологические факторы, угнетающие его деятельность скорее, чем наши термометры. Вся эта динамика передвижения за месяц развертывалась в довольно тесных пределах прямоугольника в 0,34 га (24 м × 141 м).

Эти хорошо прослеженные данные пробега единичного зверька могут быть увязаны с другими. Например, аналогичные наблюдения за деятельностью колонии полуденных песчанок (с числом членов ее не менее трех) с 22.I по 10.III. 1933 г. в крупнобугристых песках установили площадь пробега за 47 суток также равной 0,33 га. Следовательно, видовой образ жизни может быть довольно резко выражен в различных случаях.

Таким образом, динамическая плотность изменяется по сезонам и эта зависимость—более широкого порядка, чем простое соответствие ходу температуры по суткам, так как она включает комплекс особенностей питания и сезонной периодики жизнедеятельности (например, наличие кладовых у песчанок зимой).

Состояние популяции в данный момент, ее возрастной и половой состав, циклы размножения, питания, время года, часы суток и другие разнообразные факторы, несомненно, влияют на характер передвижений животных. В период расселения молодняка или заготовки корма на зиму можно ожидать возрастания динамической плотности, во время беременности и лактации—наоборот. Известна повышенная деятельность передвижений самцов в состоянии полового возбуждения. Данные Орлова (4) и наши свидетельствуют о довольно тесной привязанности к своим местообитаниям осторожного и чуткого зверька—суслика желтого, Citellus fulvus Licht. Тем не менее в середине марта 1933 г. наблюдалось в песках, как недавно пробудившиеся суслики совершали далекие экскурсии, выкапывая много временных нор. 17.III был прослежен путь одного самца (с увеличенными семенниками) на протяжении 2 км.

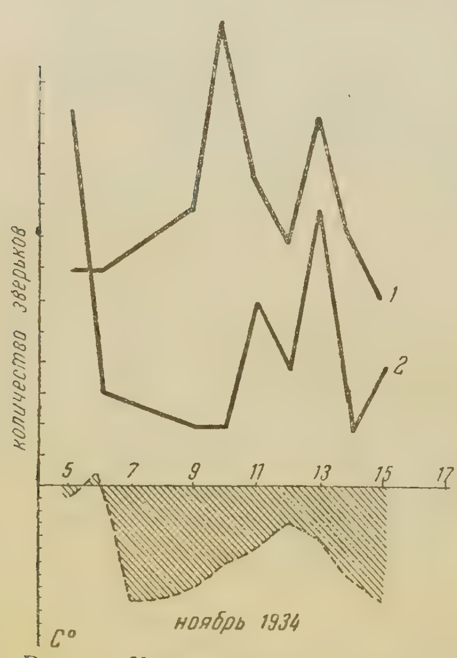


Рис. 4. Кривые вылова песчанок на площадке: *1*—с кольцами, *2*—вновь набегающих со сторон

3. РОЛЬ ДИНАМИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ В МИГРАЦИЯХ И ЭПИЗООТИЯХ

Для непосредственного изучения динамической плотности я применял методику кратковременного кольцевания. В ноябре 1934 г., т. е. в период оживленной деятельности зверьков в условиях песков, эта работа была проведена на двух площадках по 625 м², находящихся на расстоянии 75 м друг от друга. Площадка № 1 находилась в типичных крупнобугристых песках с буграми высотой до 2 м и котловинками между ними. По буграм — высокие куртины из жестких, уже омертвевших стеблей и листьев кияка, Elimus giganteus, остальная песчаная растительность, вообще скудная в этом пункте, совершенно отсутствовала в условиях поздней осени. Площадку окружала аналогичная местность. Площадка № 2 располагалась на стыке двух местообитаний крупно- и мелкобугристых песков. Кияк здесь был очень редок, уступив место сухим кустикам адраснена, Peganum Harmala и одиночным экземплярам некоторых растений, свойственных этому местообитанию (рочаг, Ceratocarpus arenarius, серая полынь, Artemisia austrica и др.) Обе площадки имели формы квадратов. Работа началась 3.XI. В этот день были составлены планы площадок со всеми перенумерованными колышками норами и к вечеру расставлены у входов живоловки Демяшева (описание в заметке Демяшева, 5). В дальнейшем производились ежедневные проверки по утрам, с перерывом на 6—9. XI. Вылавливаемые песчанки и мыши окольцевывались на месте и выпускались в те же норы, где были пойманы, а соответствующие ловушки снимались на ночь до следующей проверки. Таким путем вновь окольцеванным зверькам предоставлялась возможность беспрепятственного передвижения. Освобождающиеся ловушки (в ко-

личестве 10—15) расставлялись беспорядочно в ближайших окрестностях площадок. Работа закончилась 16. XI, после чего были раскопаны и изучены все норы.

На территории обеих площадок в 1250 м² было выловлено всего полуденных песчанок 27, гребенщиков 14 и мышей 14, всего 55 зверьков. На рис. 4 показано, что вылов вновь набегающих и прежде скольцеванных зверьков происходил непрерывно и зависел от погоды. Продолжительность пребывания зверьков на площадках указана в табл. 1. Только 5 из них (4 полуденных и 1 гребенщиковая песчанки) пробыли здесь от 9 до 12 суток, большая же часть находилась 1—3 суток или попадалась лишь единовременно в момент кольцевания, и их дальнейшая судьба неизвестна. Однако правильность этих данных значительно бы выиграла, если бы не поступали новые партии посетителей и не имела бы место гибель от случайных причин в ловушках (всего погибло 13 экземпляров, или 23%).

Переход зверьков между площадками наблюдался только в одном случае: полуденка, скольцованная 6.XI на площадке № 1 (К. № 49319), с 13.XI стала регулярно регистрироваться на площадке № 2. Также переселилась с площадки № 1 на 75 м в сторону еще пара песчанок обоих видов. В заключение укажу, что когда 16.XI обе площадки были тщательно разрыты, на них было найдено лишь по одному зверьку.

Описанию нор, кладовых и т. п. здесь не уделено места, кроме указания, что на 31 нору площадки № 1 была обнаружена лишь одна (№ 22) с гнездом M. tamaricinus и одна с кладовой (№ 16). На площадке № 2 на 43 норы найдена также одна с гнездом M. tamaricinus (№ 24) и одна с кладовой (№ 28).

Перейду к выводам этой работы с точки зрения динамической плотности. Располагая материалом по плотности грызунов в наших условиях, мы должны признать количество выловленных животных на эту маленькую площадь (55 на 1250 м², или 440 на 1 га) несообразно высоким. Следовательно, зверьки действительно набегали со стороны так же, как и в ряде вышеприведенных примеров. Объем работы позволил констатировать динамическую плотность, но был недостаточен для ее изучения, позволив, однако, разработать правильный метод. Наличие обширной и почти необлавливаемой территории вокруг площадок не позволило учесть точно передвижений зверьков. Наконец, осталось неясным несоответствие числа найденных при раскопке зверьков среднему количеству их ежедневного добывания (5—6 экземпляров). Явление это наблюдалось в песках многократно и может быть объяснено случайностью выбора данного пункта (служащего только для ночных посещений) или, что более правильно, непригодностью раскопки нор в песках как метода учета. Вопросы этого рода будут подвергнуты разбору в статье об экологии песчанок.

К недостаткам методики кратковременного кольцевания надо отнести элементы искусственности, создаваемые в природе стоящими у нор ловушками и регулярными проверками. Однако в данное время я затрудняюсь указать иную методику, так как в изучении динамической плотности всегда будет в высокой степени важно иметь дело не с обезличенной массой животных, а с окольцованными и регулярно вылавливаемыми особями.

Технически я мыслю проведение этих работ на более обширной площади, разбитой на квадраты, согласно табл. 1 и с более длительным сроком. Такое исследование мною ставится.

Таблица 1

Продолжительность пребывания окольцованных песчанок на опытных площадках

Продолжительность пребывания в сутках . . .	Пойманы однократно во время кольцевания	От 1 до 3	От 3 до 6	От 6 до 9	От 9 до 12
Число случаев	19	16	6	6	5

Возвращусь к практическим задачам, поставленным в начале этой главы. Разнообразные проверки и наблюдения над динамической плотностью не дали обоснованного срока вылова грызунов на учетно-сменных площадках, который был эмпирически установлен в течение трех суток. За этот период я рассчитываю, что плюс- и минус-ошибки до известной степени уравновешивают друг друга, при удлинении же его имеется возможность не столько „доловить" несколько еще не уловленных обитателей участка, сколько „переловить" за счет посетителей и „проходимцев".

Ценность постановки вопросов динамической плотности получает полную ясность, когда изучаются миграции животных в их тесном значении. В экологических сводках Friederichs (6), Elton (7), Кашкаров (8) рассматривают „преодоление пространства" животными (по выражению первого автора) лишь под определенным углом зрения. Так, в соответствующем месте пока единственной русской экологической сводки Кашкарова (стр. 138—143) под заголовком „Суточные колебания чисел" указаны особенности ночного, сумеречного и дневного образа жизни, ритм жизнедеятельности по часам суток и происходящие в связи с этим перемещения животных, но они увязаны, главным образом, с биоэкологическими фактами взаимоотношений хищника и добычи поисков соответствующих микроклиматических условий, своеобразных приспособлений обитателей пустынь и т. п.

Широкие перекочевки в результате перенаселения и недостатка корма, действие ветров и вод, переносящих массу мелких организмов, суточные и сезонные маятникоподобные переходы животных между различными местообитаниями и ряд других конкретных проявлений преодоления пространства хотя и были рассмотрены в экологической литературе, но не поставлены в связь с точным значением плотности животных. Большое внимание уделялось также распределению животных по местообитаниям и мельчайшим minor habitats, возникающим в мозаике почв и растительного покрова жизненного пространства, причем обычно оставалась в тени непрерывная динамика этого распределения „по стациям". Необходимо попутно отметить устарелость последнего термина, возникающего на заре экологии, и противоречивость подразумевающейся им стационарности— действительно динамики природы. В числе прочих методов для изучения этих вопросов служило кольцевание животных и естественно, что соответствующие исследователи пришли в первую очередь к установлению хотя бы общих положений динамики плотности. В частности по сусликам и мышевидным СССР кольцевание проводилось Зверевым, Калабуховым и Раевским и в новейшее время автором и Б. Фенюком в отношении песчанок. Результаты последней работы будут опубликованы позднее.

Обычно выловы закольцеванных животных не производились непрерывно и длительное время, вследствие чего роль динамической плотности оставалась недостаточно освещенной. В противоположность этому в нашей работе имело место кольцевание песчанок, полуденной (P. meridianus) и гребенщиковой (M. tamaricinus) в

количестве 1500 экземпляров на протяжении года с непрерывным обловом участков кольцевания и их ближайших окрестностей. Предварительные данные показали, наряду с привязанностью части зверьков к месту их непосредственных жилищ, наличие постоянного обмена населения отдельных пунктов.

На табл. 2 приведена выборочная таблица хода кольцевания на одном из участков в 6 га почти за год. Полное несоответствие количества кольцующихся вновь зверьков, закольцованных прежде, не может быть объяснено по нашим данным одной лишь их высокой смертностью (тем не менее, благодаря масштабу и непрерывности работы, зверьков с кольцами к моменту написания статьи выловили несколько сотен). Однако „исчезновение" массы закольцованных зверьков даже за короткий период истолковывается в литературе прежде всего как их гибель; роль динамической плотности при этом освещается слабо.

Таблица 2. Результаты кольцевания песчанок на участке в 6 га

№ облова	Интервал между обловами в сутках	Выловлено вновь и скольцовано	Выловлено с кольцами
1	—	45	—
2	131	28	2
3	69	22	—
4	100	40	—
5	31	52	3
Итого . .	331	187	5

Н. Калабуховым и В. Раевским в их статье (9) о кольцевании сусликов употреблено сравнение передвижений сусликов с масляным пятном, расплывающимся на бумаге. По моему мнению в природе происходит непрерывная и „нормальная" миграция животных, принимающая по временам направленность и массовый характер; в последних случаях она и привлекает внимание исследователей. Скорее это не движения расплывающегося пятна, а его можно сравнить с взаимно пересекающимися путями броуновских частиц, где действие механических факторов сочетается с активными поступками организмов. Если это так, а для песчаной полупустыни я считаю динамическую плотность доказанной, то новое освещение могут получить вопросы расселения, распространение эпизоотий и т. п., взятые в их более тесном значении.

При изучении данного животного в природе эпидемиологами ставится обычно вопрос о степени его подвижности и контакта с другими, а также с в е л и ч и н о й р а с с т о я н и я, на которое оно может передвинуться в пространстве. Не оценив динамической плотности, эколог рискует в этом случае сделать ошибочный вывод. В соответствии с общевидовым образом жизни зверек (например гребенщиковая песчанка) сразу пробегает незначительные расстояния и представляется потому тесно связанными с районом своих нор. Но еще порой неясные причины динамической плотности могут перебрасывать его с места на место. Не удлиняя своих непродолжительных суточных прогулок, зверек может оказаться весьма далеко от первоначального места наблюдений, вовлечься в круг отдельной эпизоотии или, напротив, стать ее причиной. В лабораторных условиях Тихомирова наблюдала хранение B. pestis у полуденной песчанки в течение года

(10). Учитывая высокую динамическую плотность полуденок в природе и наличие в данном биоценозе ряда более восприимчивых к инфекциям и менее подвижных организмов, можно с большим вероятием предполагать роль песчанок в широком распространении заразного материала.

Достаточно проследить широкую и внешне бесцельную норовую деятельность полуденных песчанок, чтобы невольно связать эту непрестанную заготовку убежищ с существованием всей популяции. При наличии гнездовых нор зверьки постоянно роются в почве, исправляя старые и сооружая новые убежища. При своем взаимно общительном поведении они не связаны кровным родством и таким путем, „преодолевая пространство", всегда встречают убежища и кладовые, заготовленные другими членами популяции. В свою очередь, поселившись в новом пункте, хотя бы временно, прежде всего они начинают сооружать норы. Кроме того, они охотно заселяют пустующие норы (Citellus pugmaeus Pall и C. fulvus Licht и тушканчиков Alactaga jaculus Gmel.) и эти особенности способствуют поддержанию динамической плотности всей популяции на высоком уровне.

Содержание понятия динамики передвижений и динамической плотности нуждается еще в ряде уточнений. Еще требуется не только отнести его к определенному времени и пространству, но и указать, что следует считать и как оценивать „интенсивность, величину и характер" передвижений, упоминающихся в этой статье. Необходимо связать в целях более точного изучения динамические плотности популяций в одно целое: динамику всего животного населения и научиться ее измерять. Вероятно, выявится и еще целый ряд других деталей, которые потребуют разъяснения. Задачей настоящей статьи была постановка вопроса о динамической плотности.

Выводы

1. Настоящая статья стремится дать новое освещение вопросов общей динамики плотности мышевидных, применительно к небольшим отрезкам времени и пространства, на оригинальном полевом материале.

2. Я констатирую, что наряду с динамикой численности в широком значении, служащей предметом экологических исследований, существует динамика в тесном смысле и в первую очередь зависящая от передвижений животных в пространстве. Это следует из анализа населения небольшого участка в природе, учитывающего и обитателей и посетителей различных категорий, например, в течение суток. Передвижения эти в общем непрерывны. Термином динамическая плотность я охватываю их характер, интенсивность и размеры за сутки на площади в 1 га.

3. Статистическая плотность животных в момент наблюдения обусловливается всем предыдущим процессом передвижения животных и, таким образом, связана с динамической плотностью; даже за сутки эти две величины могут значительно отличаться друг от друга.

4. В полевой экологии важное значение (наряду с плотностью в момент наблюдения) получает динамическая плотность. Так, количество посетителей участка за все сутки определяет объем инфекционного контакта во время эпизоотии, конкуренцию, миграцию и т. п.

5. Приведенный материал по песчанкам, Palliosomys meridianus Pall., Meriones tamaricinus Pall. и мыши Mus musculus wagneri Ev. в условиях песчаной полупустыни дает ряд доказательств наличия высокой

динамической плотности. Ее различная интенсивность по сезонам определяется биоклиматическими факторами.

6. Методика кольцевания зверьков с непрерывным обловом небольших участков и весь предыдущий материал приводят к мысли о наличии непрерывных „нормальных" миграций зверьков в природе. Эти миграции, происходящие по всевозможным направлениям, замечаются исследователем обычно тогда, когда принимают характер единоустремленных и массовых передвижений. Изучение постоянных миграций может дать новое освещение вопросов полевой экологии (расширение ареала обитания, распространение эпизоотий и т. п.).

7. По моему мнению вопросы динамической плотности, лишь намеченные в этой статье, должны послужить предметом широких экологических исследований в большей степени, чем это имело место до сих пор, как применительно к той или иной конкретной обстановке, так и в форме широких обобщений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ралль Ю., Вестн. микроб., эпидем. и паразит., т. XIII, в. 2, 1935.— 2. Он же, Инструкция по изучению численности грызунов методом учетно-сменных площадок, 1935.— 3. Он же, Некоторые методы экологического учета грызунов, Сборн. экол. и биоценол. (в печати), 1934.— 4. Орлов Е., Материалы к познанию фауны Н. Поволожья, в. IV, 1929.— 5. Демяшев М., Вестн. микроб., эпидем. и паразит., т. XII, в. 3, 1933.— 6. Фридерикс К., Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии, Колхозсовхозгиз, 1932.— 7. Элтон Ч., Экология животных, Медгиз, 1934.— 8. Кашкаров Д., Среда и сообщество, Медгиз, 1933.— 9. Калабухов Н. и Раевский В., Изучение передвижений C. pygmaues Pall. на Северном Кавказе методом кольцевания, Сборн. экол. и биоценол., 1935.— 10. Тихомирова М., Вестн. микроб., эпидем. и паразит., т. XII, в. 4, 1934.

THE CHARACTER OF MOVEMENTS OF MOUSELIKE RODENTS OVER SMALL AREAS

by, George M. Rall

Summary

1. The present work, using original field material, tries to throw a new light on problems connected with the general dynamics of density among mouselike rodents conformably to short periods of time and small areas.

2. It may be stated that side by side with the dynamics of number in a wide sense, serving as subject of ecological investigations, there exists a dynamics in a narrow sense depending first of all on spatial movements of animals. The above ensues from the analysis of small area population in nature, which gets formed of inhabitants and new-comer of different categories, let us say, in the course of twenty-four hours. As a rule, these movements are unceasing. The term of dynamical density is meant to embrace the character, intensity as well as the size of these movements within a day on one hectare area.

3. The statistical density of population, at the time of observations is conditioned by the whole previous process of the animals' movement, being, therefore, connected with density; yet even during a single day these two values may differ considerably from each other.

4. In field ecology both the dynamic density and that in the moment of observation becomes of great importance, the number of visitors on a given area for the whole day determining the volume of infectious contact at the time of epizootics, competition, migration and the like.

5. The data obtained on Gerbillinae (Pallasiomys meridianus Pall and Meriones tamaricinus Pall) and mice (Mus musculus wagneri Eversm.) under conditions of sandy semi-desert give a series of proofs as to the presence of high dynamical density, whose variable seasonal intensity is to be determined by bio-climatic factors.

6. The method of banding the rodents followed by their continual capture over small areas, concomitantly with data previously obtained, suggest the existence of permanent migrations of rodents in nature. Those migrations, proceeding in different directions, usually attract the investigator's attention when assuming a mass character along a single definite path. The study of permanent migrations may result in offering a new explanation for the problems of field ecology (e. g., extension of inhabited, area, spreading of epizootics, etc.).

7. According to the author's opinion, the problems connected with dynamical density being only outlined in the present paper, must become the objet of extensive ecological investigations carried out on a considerably larger scale, than it had taken place, both with regard to certain concrete conditions and in a form of broad generalizations.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

КАШАЛОТ КАМЧАТСКОГО МОРЯ

А. Г. Томилин

Из лаборатории зоологии позвоночных Института зоологии МГУ

I

В настоящей статье приводятся, главным образом, мои личные наблюдения над кашалотом Physeter macrocephalus L.

Иностранная литература, богатая по отряду китообразных (Cetacea) в целом, бедна по биологии кашалота, а русская отсутствует совершенно.

Из имеющихся работ только две являются капитальными, однако, и они уже устарели: 1) Beale Th. (1839) и 2) Pouchet et Beauregard (1892). Последняя касается только морфологии и анатомии. Другие работы по китообразным касаются биологии кашалота мимоходом или же посвящены описанию его отдельных органов (спермацетовый орган). Это и понятно, так как теперь китобойный промысел базируется на Антарктике, где кашалот практически отсутствует.

Наш материал собран в экспедиции на китобойной флотилии „АЛЕУТ“ в 1934 г. в Дальневосточных морях.

Physeter macrocephalus является самым крупным из Odontoceti. По Гармеру (Harmer, 1928) самцы достигают 21 м, а самки 13 м. Однако Кураками (1930) для самок дает рекордные размеры 15 м. Указание Биля (Beale, 1839) об убитом в Атлантическом океане самце длиной в 84 фута (25 м) некоторыми авторами (Beddard, 1900) подвергается сомнению. Крупнейшие экземпляры достигают по весу свыше 80 тонн и дают жира до 16 тонн (из них 2 тонны „спермацета“). Самки в $1^1/_2$—2 раза меньше самцов и дают жира в 4—8 раз меньше последних.

Кашалот — теплолюбивая форма. Поэтому районы его обитания приурочены к зоне теплых течений Индийского, Тихого, Атлантического океанов.

В Арктике и Антарктике он необычайно редок и совершенно отсутствует в пространстве от Чукотского до Карского моря. Следовательно, его нельзя считать космополитом, как часто указывается в литературе (о географическом распространении см. ниже).

II. ОПИСАНИЕ КАШАЛОТА[1]

Размеры животных, убитых в 1933—1935 гг., варьировали: самцов от 11,67 до 18,55 м и самок от 10,9 до 12,1 м (длина китов измерялась от конца морды до „развилки“ хвоста).

[1] См. фотографии в тексте.

Тело неуклюжее, толстое и короткое (рис. 1). Его поперечное сечение в передней части округло, в задней — сдавлено с боков. Голова очень массивная, толстая, занимает $1/3$ длины кита (или немногим больше) и тупо заканчивается спереди. Ее задняя часть и шейный отдел самые толстые места тела. Туловище кзади от ластов постепенно утоньшается и заканчивается хвостовыми лопастями.

Пропорции: грудной обхват, произведенный у места прикрепления ластов, содержится в длине тела 1,6—1,7, а как крайность от 1,57 до 1,76 раз. Обхват задней части тела, произведенный в промежутке между анусом и пенисом (над местом спинного плавника), содержится в длине тела около 2,3 у самцов и 2,1 — 2,2 у самок. Обхват хвостового стебля в самом тонком месте (сразу впереди хвостовых лопастей) укладывается в длине тела 7—8 раз.

Окраска более или менее однородна на всем теле. На спине она вариирует у разных особей от бурой до черно-бурой и черно-коричневой (иногда с заметным коричневатым или дымчатым оттенком), реже бывает черная. Бока в брюхе немного светлее спины: темнобурые либо темнокоричневые (лишь у немногих особей они по окраске сходны с верхом тела). Почти у всех убитых животных отмечено заметное



Рис. 1. Голова кашалота

посветление (серый тон) в центральной части брюха: у пупка неправильное белое пятно угловатой формы, а по бокам светлосерые мазки, идущие назад до области анального отверстия. Иногда на боках и реже на брюхе разбросаны неправильные белые разной величины пятна в количестве более десятка.

Бока тела от ластов и до хвоста в различной мере морщинисто-бугристые (это хорошо заметно не только у взрослых, но и у новорожденных).

„Спинной плавник" выражен в форме сплюснутого с боков низкого горба. Как и все редуцированные органы, он значительно вариирует в размерах (индивидуальная изменчивость): у одних кашалотов он едва заметен, а у других достигает 55 см высоты и 160 см длины по „основанию". Окраска гармонирует с тоном спины, нередко с белым неправильным пятном. Расположен горб чуть впереди задней трети тела в промежутке между вертикальными сечениями через анальное и мочеполовое отверстия. За горбом по верхней стороне хвостового стебля расположен продольный ряд из 3—6 бугров, иногда совершенно незаметных.

Пупок находится на брюшной стороне в центре тела на 1—1 $1/2$ м ближе к хвосту, чем к переднему краю морды. Расстояние от пениса до ануса (свыше 1 и до 2 м) примерно в $1^1/_2$—2 раза больше промежутка между пупком и пенисом.

Пенис конусообразный, вытянутый и заостренный, длиной (не в состоянии эрекции) до 150 см. Сечение округлое, с максимальным обхватом у основания—50—55 см. Цвет — темнокоричневый.

Ласты широкие, относительно короткие с тупыми и неправильно закругленными концами.

Они сочленяются с туловищем подобно крылу птицы: плоскости их к продольному направлению тела лежат под углом (а не перпендикулярно), поэтому нижний толстый край их находится впереди тонкого верхнего и заметно длиннее последнего. Наибольшая длина ласта по прямой достигает 9—10% от длины тела и в 1,5—2 раза превышает свою ширину. Поперечное сечение ласта, удовлетворяя требованиям обтекаемости, имеет форму падающей капли: заостренный верхний, передний и овально-тупой задний нижний край. Подобную же форму имеет и поперечное сечение хвостовых лопастей. Ласты сочленяютси с туловищем, отступя от конца морды на $^2/_5$ длины тела, и расположены на нижней части боков; расстояние между ними по брюшной стороне в 3 раза меньше такового по спинной. Окраска их идентична с тоном боков, снизу несколько светлее.

Хвостовой плавник напоминает тупой равнобедреный треугольник, вершиной соединенный с хвостовым стеблем, а основанием — обращенный назад. По заднему краю в середине имеется вырезка, которая делит его на две лопасти. Ширина последних (от вырезки до угла) превышает длину ласта у средних и крупных самцов на 1 м, а у самок на 0,5 м. Ширина же их в продольном направлении тела приблизительно равна длине ласта. Лопасти гармонируют с тоном спины, с едва заметным различием в окраске верхней и нижней сторон.

Голова в общих чертах подобна массивной немного сдавленной с боков башне, занимающей одну треть тела (рис. 1). В передней части голова вдавлена с боков внутрь, а через 3—4 м кзади она постепенно утолщается и в сечении округляется. Морда заканчивается тупо, словно обрубленная, и образует как бы отвесный плоский „лоб". При взгляде на голову спереди высота ее кажется больше ширины: так, у индивида длиной 16,4 м (карточка № 6) высота—2,4 м, а ширина—1,53 м. Общая форма и пропорции головы у разных индивидов значительно варииируют. В левом переднем углу ее находится продольная щель „дыхала" (длиной до 50 см), с чуть загнутыми в противоположные стороны концами. Другой дыхательный проход (ноздря) не имеет наружного отверстия и глухо заканчивается мешковидным расширением в правом переднем углу головы. Челюстные кости короче выступающего конца морды на метр с лишним. Над ними располагается окруженная соединительной тканью жировая масса („спермацет") в виде вытянутого округлого образования.

Бока, щеки и верхняя часть головы сходны по окраске с тоном туловища, тогда как нижняя и передняя ее часть („лоб"), заметно светлее, обычно с многочисленными серыми и светлыми беспорядочно разбросанными пестриками и полосками.

Верхние „губы" белые.

Нижняя челюсть очень узкая, особенно по сравнению с головой, напоминает собой расколотое вдоль бревно и заканчивается тупым закруглением. У средних экземпляров она не доходит (подобно верхней челюсти) до конца рыла на 1,2—1,5 м. и входит в соответствующее ее размерам углубление („гнездо"), помещающееся как бы в небе рта. Нижние „губы", входящие в углубление, белые; наружная же часть нижней челюсти (при закрытом рте) — серая либо серо-коричневая с белыми пестринками, или же белая с серой крапчатостью. Длина ее (от переднего конца до углов рта) приблизительно равна или немногим меньше половины длины головы (обычно у средних кашалотов — 2,4—2,8 м; и как максимум отмечена 3,4 м при длине животного 16,28 м № 93). Оба края нижних челюстей усажены зубами, варьирующими в числе от 40 до 54.

Зубы белые, плотные, гомодонтного типа. Верхний конически заостренный конец ($^1/_5$—1/6 часть зуба) выступает наружу, а все остальное скрыто деснами. Скрытая часть имеет обычно цилиндрическую форму. Крупные зубы видоизменены тем, что в своей нижней половине сдавлены с боков (мелкие же — в сечении округлы). Корень их конусообразно полый (для дентина). Величина зубов у одного и того же индивида довольно различна: на заднем и переднем концах челюсти они гораздо мельче и промежуток между ними почти в два раза меньше, чем в середине. У самцов 15—16 м длиной зубы в середине челюсти обычно удалены друг от друга на 10, максимум на 15 см (у № 93 при длине тела 16,2 м). У самок такой промежуток не превышал 6 см. У молодых индивидов по 12—13 м крупные зубы отсутствовали и нередко в задней части челюстей еще не прорезались, тогда как в средней части едва выступали остриями из десен. Наоборот, зубы старых особей обычно имели стертые вершины (иногда до уровня десен), а в задней части челюстей покрывались надвинувшимися деснами. Как правило в первую очередь и сильнее других стираются средние и передние зубы, задние же сохраняются гораздо лучше. Степень стертости зубов связана с возрастом, но, повидимому, с некоторыми исключениями: иногда молодые особи по 13—14 м длиной имели мелкие зубы с уже стертыми вершинками. Поэтому определять возраст кашалотов возможно только по сумме признаков: большому размеру тела, жесткому мясу, относительно крупным, стершимся и шатающимся зубам.

Наиболее крупные размеры последних отмечались нами до 16 см длиной и до 0,5 кг весом. Три раза встречались кашалоты со сломанными зубами и два раза с двойными (патологическое явление).

Нёбо белое, серовате-белое или же светлорозовое, иногда с разбросанными темными пятнышками. Своей шероховатой поверхностью оно напоминает банное (лохматое) полотенце. По краям нёба имеются углубления, куда входят, при закрывании пасти, выставляющиеся зубы нижней челюсти. Часто на нёбе, по преимуществу в этих углублениях, присутствуют мелкие, одиночные, зачаточные зубы (реверсии), в количестве до 18 штук у самцов и до 12 у самок (иногда они совсем отсутствуют). Существование таких реверсий не зависит от возраста кашалота, так как они имеются у молодых (по 13—14 м) и отсутствуют у „стерых" (крупных) животных (по 16 м) и наоборот.

На нижней стороне головы между углами рта находится 10—40 продольных бороздок глубиной до 1 см, различной длины (от 5 до 50 см). Beddard (1900) предполагает, что они облегчают расширение глотки при хватании крупной добычи. Однако это трудно допустить, учитывая толщину слоя сала в данном месте.

Глаза находятся на среднем уровне боков головы в ее задней части. У средних по величине кашалотов поперечное сечение, проведенное через угол рта, лежит на 35—40 см впереди сечения, проведенного на уровне глаз. Щель глаза 6,5—10 см.

В 1,3—1,5 м назад и немного ниже от щели глаза находится основание ласта Между последним и глазом расположено ушное отверстие в виде щели 1—2 см длиной. Отверстие так мало, что уже на глубине 2 см туда с трудом проходит карандаш. За ухом начинается неразличимый снаружи шейный отдел.

Кожа темного цвета, мягкая, рыхлая, толщиной 5—6 мм, для выделки непригодна (в нее легко вонзается ноготь человека). Волосы на ней совершенно отсутствуют: их нет даже на морде, где обычно у полосатиков они имеются в числе нескольких десятков. Кожа покрыта тонким пигментированным эпидермисом толщиной 0,1—0,2 мм.

Толщина подкожного слоя сала измерялась в условном месте — в середине бока хвостового стебля на линии поперечного сечения через спинной горб. У самцов в 1934 г. этот слой в данном месте варьировал от 90 до 110 мм, а 1935 г. от 75 до 190 мм. Наиболее толстый пласт сала по нашим данным, до 200 мм, расположен на брюшной стороне от межластового пространства до анального отверстия. В 1935 г. был взвешен самец (длиной 16,12 м), убитый в Кроноцком заливе. Имея толщину сала в условном месте 125 мм, он дал ворвани 10 910 кг.

Общее число позвонков в скелете 50; из них: шейных 7, грудных 8, поясничных 11 и хвостовых 24.

Обрастание кашалота представлено многочисленными китовыми вшами — из Cyamidae (Cyamus physeteris). Они облепляют чаще всего область мочевого и анального отверстий, реже встречаются на морщинистых боках тела, на спине — редки, иногда совсем отсутствуют. Кожа поражена паразитами (Cirripedia) в виде овальных язвочек с окружающим их валиком, одиночно разбросанными по всему телу (даже на губах). Глубина щели язвочки не превышает 2 см. Лишь на одном животном, убитом у Командор, было обнаружено сильное обрастание нижней челюсти ракообразными — Conchoderma auritum: последние группами прикрепились к зубам и как грозди свисали вниз, напоминая букеты цветов. Pouchet et Beauregard (1892) сообщают, что в районе Анкона (Адриатическое море) на головах кашалотов встречались присосавшиеся Penella, которые якобы легко могут отделяться при сильных волнениях (штормах).

Половой диморфизм у кашалота резко выражен в размерах тела: самки в $1^1/_2$ — 2 раза меньше самцов (у полосатиков, наоборот, первые на $^1/_{15}$—$^1/_{20}$ длины тела больше вторых). У самок анальное и мочеполовое отверстия сближены, причем по бокам последнего расположены две продольные щели („карманы") млечных желез длиной 15—20 см и глубиной до 10 см (у самцов отсутствуют). В каждой щели скрыто небольшое вымя (объемом с ладонь человека) и сосок длиной 3—3,5 см, толщиной с мизинец. У исследованных трех самок резких различий от самцов в пропорциях тела и в окраске не оказалось.

III. МАТЕРИАЛЫ ПО ДОБЫЧЕ КАШАЛОТОВ

За 3 года охоты (1933—1935) на Дальнем Востоке в Камчатском море и в Южной части Берингова было убито 223 самца и 3 самки. Табл. 1 указывает распределение убитых (только самцов) по размерам и времени убоя. В таблице для 1933 и 1934 гг. намечены чисто механически „возрастные группы" с интервалами по росту в 1 м (см. табл. 1).

По 1935 г. промеров отдельных кашалотов достать не удалось, но из таблицы крайних и средних размеров по сезонам и месяцам ясно видно, что основная масса животных этого вида в 1935 г. почти не отличалась от добытых ранее, (см. табл. 2,)

Таблица 1

Год	Группа по возрасту \ Время убоя по месяцам	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Всего	
	От 12 до 13	—	2	—	—	—	—	2	9 = 15,8
	„ 13 „ 14	—	—	1	4	2	—	7	
	„ 14 „ 15	—	1	5	4	1	1	12	42 = 73,7%
	„ 15 „ 16	—	—	3	5	5	7	20	
	„ 16 „ 17	—	—	4	1	—	5	10	
	„ 17 „ 18	—	—	6	—	—	—	6	6 = 10,5%
	„ 18 „ 19	—	—	—	—	—	—	0	
1933	Всего	0	3	19	14	8	13	57	
	От 12 до 13	—	3	—	—	—	1	4	11 = 15,5%
	„ 13 „ 14	—	4	2	—	—	1	7	
	„ 14 „ 15	4	6	6	—	2	1	19	47 = 66,4%
	„ 15 „ 16	3	2	1	—	4	2	12	
	„ 16 „ 17	6	4	—	—	1	5	16	
	„ 17 „ 18	1	7	3	—	—	—	11	13 = 18,1%
	„ 18 „ 19	1	—	1	—	—	—	2	
1934	Всего	15	26	13	0	7	10	71	
1935	Всего	22	25	38	—	—	10	95	
	Общий итог:	37	54	70	14	15	33	223	

Распределение убитых по этим группам получается следующее:

Размером от 12 до 13 м	убито 6 кашалотов	20 = 15%
„ » 13 » 14 „	„ 14 „	
„ » 14 » 15 „	„ 31 „	89 = 70%
„ „ 15 » 16 „	„ 32 „	
„ „ 16 » 17 „	„ 26 „	
„ „ 17 » 18 „	„ 17 „	19 = 15%
„ „ 18 » 19 „	„ 2 „	

Таблица 2. Предельные и средние[1] размеры самцов кашалотов по отдельным месяцам и годам (в метрах)

Год	Средние размеры по месяцам						Минимальный размер	Максимальный размер	Средний размер	Начало промысла	Конец промысла
	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь					
1933	—	13,1	16,1	14,4	14,7	15,8	12,23	17,6	15,2	12.V	6.XI
1934	15,9	15,2	15,35	—	15,2	15,2	12,4	18,55	15,2	21.VI	6.XI
1935	15,5	15,47	15,54	—	—	15,33	11,67	17,55	15,37	1.V	4.XI

В июне 1933 г. средняя длина мала потому, что сюда вошли только 3 небольших зверя, убитых в самом конце месяца.

Из обеих таблиц вытекают следующие выводы, которые подтверждаются дальнейшими материалами:

I. В наши воды заходят самцы (самки в виде исключения), начиная от молодых (но уже не сосунков) с еще недоразвитым пенисом (11,6—12 м) и кончая старыми крупными особями (18,55 м) с шатающимися и сильно стертыми зубами.

II. Основную массу заходящих к нам кашалотов составляют средние (уже полувозрелые) индивиды по 14—17 м (за два года—89, или

[1] Средней длиной называем общую сумму размеров китов, разделенную на число индивидов.

70% от всего убоя), меньшую часть—молодые (20, или 15%) и старые 19, или 15%. Добыча по отдельным годам дает почти туже картину: животных от 12 до14 м в 1933 г. было 15,8%, в 1934 г.—15,5%; старых от 17 до 19 м в 1933 г.—10,5%, в 1934 г.—18,1%; средних в 1933 г. — 73,7% и в 1934 г. — 66,4 %.

III. Время промысла, соответствующее времени пребывания китов в наших широтах, падает на летнее полугодие—от мая до октября включительно.

IV. СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ У КАШАЛОТА В КАМЧАТСКОМ МОРЕ И ВОПРОСЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

В нашей добыче бросается в глаза полное отсутствие самок в 1933 и 1935 г. и ничтожное количество (3) в 1934 г. Самки до Камчатского моря не доходят. Бывают лишь редкие случайные заходы в годы, особо благоприятные в климатическом отношении, как, например, в 1934 г. Подобное же явление наблюдается и на промыслах северной Атлантики: у побережья Норвегии, Англии и на Шотландских станциях регистрируются обычно только одни самцы. Оседающие на мели кашалоты в Южном и Северном полушариях в местах выше 50—60° широты почти всегда оказывались самцами.

Самки кочуют в субтропических и тропических водах и редко выходят за пределы 40—45° S° и N°. В теплых водах происходит спаривание щенка и выкармливание молодняка. Здесь же встречаются „брачные группы", состоящие обычно из 10—15 самок и одного крупного самца. Кашалот является полигамом; поэтому один самец оплодотворяет целый самочный косяк, защищает его от других самцов и является как бы вожаком группы. В теплых водах возможны встречи и более крупных косяков: у Японии по восточному побережью нередки стада в сотню голов (Квайя—Какуя, 1928), а у Австралии известен случай обмеления косяка в 37 голов (см. ниже).

Причину, вызывающую отличия в распространении самцов и самок, мы рассмотрим в VII главе (о миграциях), а теперь ознакомимся с фактическим материалом.

5 июля 1934 г. в Кроноцком заливе (Камчатское море) мы встретили случайно зашедший косяк в 12 голов. Половину его составляли самки, а другую половину сосунки. Из группы убито 3 самки (№№ 115—117) размерами 12,1, 10,0 и 10,9 м, причем первая и последняя оказались кормящими.

У них из обеих щелей млечных желез выпячивалось воспаленное вымя, а из сосков обильно вытекало молоко. Общий объем молока, выбежавшего на палубу и собранного в посуду при разделке самки № 115, оказался около трех ведер, не считая утечки за время ее буксировки на расстояние 36 миль.

Во время охоты за этим косяком отмечены два интересных момента.

1. После первого же выстрела, смертельного для первой самки, все киты, разбросанные (в одиночку и попарно) на значительном расстоянии друг от друга (на площади диаметром до одной мили), быстро сошлись под водой и все вместе устремились от китобойца, держась компактной группой.

2. Ко второй раненой самке косяк проявил очень сильную привязанность: не отходил от нее и целых полчаса бурно метался около китобойца до момента ее смерти (см. об этом в моей работе „Материнский инстинкт у китов").

Случаи появления самок в Камчатском море отмечены и „Вегой" в 1926 г.: из 45 убитых 7 оказались самки. Из них 6 убито в конце июля (полагаю из одного косяка) и одна — в октябре.

Японская литература (Квайя—Какуя, 1928) также указывает на сильно развитую привязанность в косяках самок, которые не покидают раненных до самой их смерти; самцы же в подобных случаях бросаются в сторону и скрываются.

Во время кормления сосунок, повидимому, захватывает выпячивающееся вымя передним концом рта и принимает наклонное положение для того, чтобы молоко по наклону скатывалось в глотку, а затем в желудок (судя по тому, что у кашалотов по 12—13 м зубы едва выставлялись наружу, можно думать, что прорезание зубов происходит в конце или вскоре после периода лактации). Сосунок, не имея мягких губ, сосать не может. Поэтому мать путем сокращения кольчатой мускулатуры сама впрыскивает ему молоко в рот в виде струи.

Период беременности кашалота считают (Harmer, 1933) около, или несколько более, года. Срок молочного кормления также равен приблизительно году. Новорожденный самец бывает около 4 м, самка—несколько меньше (около 3,5 м). Wheeler (1933) сообщает о находке 10 сентября 1932 г. молодого самца длиной 13 футов 3 дюйма (4,04 м). Он, повидимому, совсем недавно родился и случайно обмелел на рифах Бермудских островов. Однако Беннет (Bennet, 1840) указывает размеры эмбриона-самца длиной 14 футов (4,2 м), „которой был достаточно зрелым, чтобы родиться через несколько часов".

Многие авторы считают, что спаривание и щенка кашалота не ограничены определенным периодом и временем года (Кураками, 1930, Van Beneden, 1888, Scammon, 1869). Однако Гармер (1933), исследовав 65 эмбрионов (см. таблицу), добытых при охоте у Южной Африки (Капская колония), заключает, что кашалоты по крайней мере на юге, имеют максимальное количество спариваний в течение, первой части года. Так, в мае—июне средний размер зародышей зарегистрировали около 6 футов, в июле—августе около 8, в сентябре и октябре--около 10 футов. В декабре 6 зародышей имели длину между 11 и 13 футами. Уже в ноябре, наряду с крупными эмбрионами, почти созревшими для деторождения, находили и маленьких зародышей от 3—4 и до 12 дюймов.

Эмбрионы кашалотов Южной Африки (по Гармеру)

Длина зародышей	Распространение в штуках		Сумма
	Январь — июнь	Июль — декабрь	
0 — 12 дюймов	—	3	3
3 — 5 футов	10	5	15
6 — 9 „	8	15	23
10 — 14 „	3	21	24
Итого . . .	21	44	65

Но не все эти размеры укладывались в намеченную схему: найдены 3 зародыша (один в апреле — 13 футов, и два в июле по 11 и 13 футов), которые указывали на растянутость сроков спаривания почти на круглый год. О причинах отсутствия у кашалотов определенного периода спаривания смотри в главе о миграциях.

Ближайшим к нам местом размножения китов является южная часть Курильской гряды, по обе стороны острова Итуруп (район Шияна с запада и залив Wannippu с востока). Peelle (1932) пишет, что

это одно из немногих мест, где кормовое пастбище китов совпадает с местом их размножения.

Согласно последнему автору „гоны“ и спаривание китов здесь чаще всего наблюдается в августе; при этом копуляция якобы длится 2—3 минуты и в такие моменты у спаривающихся животных бывают видны над водой углы хвостовых лопастей.

Интересно, что с восточной стороны острова Итуруп, не омываемой теплым течением, кашалоты почти отсутствуют и заменяются многочисленными сейвалами, финвалами. С западной же стороны, где господствуют теплые воды Японского моря, наблюдается обратная картина: количественное господство кашалотов над полосатиками.

Теплые японские воды для кашалотов (особенно для самок), повидимому, особо благоприятны. Так, Кураками (1930) сообщает: „у Японии они плавают большими стаями и бывает, что в них насчитывается больше сотни голов. В подобном стаде обычно имеются взрослые (оба пола) и молодняк.

Относительно мест размножения Van Beneden (1888) пишет (стр. 26): „Collet говорит, что окрестности Галапагосских островов являются местом встреч всех кашалотов берегов Мексики, Перу и Панамского залива. Здесь происходит спаривание и здесь же можно наблюдать молодых“.

М. Васильев (1891) на стр. 162 сообщает: „Коровы (самки) в период деторождения ищут бухт со спокойной водой и коралловым дном, но при этом выбирают места на подветреной стороне островов и рифов, где вода чистая и глубокая. Большие стада коров посещают бухты острова Альбемарль (из группы Галапагосских островов)“.

В 1932 г. „Алеут“ промышлял самок в Южно-Мексиканских водах в районе островов Ревилья Гигедо, Сокорро и Кларион. Здесь были убиты 14 кашалотов (из них наибольшая самка достигала 13 м и имела шатающиеся зубы).

О встречах с косяками кормящих самок у берегов Мексики мне сообщил также гарпунер С. Хауген. Другие гарпунеры — К. Крауль и Карлсен — утверждали, что во время охоты в тропиках, наряду со смешанными косяками, им часто приходилось наблюдать группы кашалотов, которые состояли либо из самцов, либо только из самок. Последнее подтверждается и Бенеденом (1888, стр. 24): „Рыбаки говорят, что взрослые самцы и самки существуют отдельно друг от друга. Стадо, погибшее в последнем веке близ Одиерна (Франция)— широта—47°50″ N, состояло исключительно из самок (вероятно случайно дошедших до этой широты. А. Т.). При этом две из них „отелились“ прямо на песчаном берегу, куда они были выброшены вместе с остальными. Рядом с первой самкой обнаружили двух китенков, рядом со второй—одного. Длина новорожденных достигала 3,5 м“.

В северной Атлантике самки с детенышами обычно отмечались у Бермудских и Азорских островов (Collet, 1912).

Наиболее северный заход их в Тихом океане известен по нашим данным до 54°40″ северной широты (Кроноцкий залив.)

V. СТРУКТУРА И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ КОСЯКОВ КАШАЛОТОВ В КАМЧАТСКОМ МОРЕ

Камчатское море служит местом нагула кашалотов, которые встречаются здесь как одиночками, так и небольшими группами до 18—20 голов. В 1934 г. Б. Зенкович высказал мысль (доклад Академии наук, № 6, том 11), что эти группы составлены из одновозрастных животных, мало разнящихся по величине, и что, таким образом, кашалоты здесь разгруппированы на возрастные косяки. Однако наш материал

доказывает обратное: группировки по размерам у кашалотов в Камчатском море не существует (случайные сосунки и самки в расчет не принимаются). В табл. 3 в четвертом вертикальном столбце приводятся все случаи 1933 и 1934 гг., когда по нескольку животных сразу добывали из одной и той же группы. В пятом столбце даны измерения для каждого убитого, а в шестом—выведена разница в длинах тела между добытыми особями из одного и того же косяка.

Всего таких случаев было 26 : 13—в 1933 г. (группами взято в сумме 32 кашалота с максимальным количеством убитых из одной группы—пять китов) и 13—в 1934 г. когда добыли при таких условиях 41 кашалота, максимальным количеством убитых в группе—11 (см. табл. 3, стр. 492—493).

Из таблицы ясно, что размеры особей одной группы иногда значительно вариируют, причем амплитуду колебаний мы указываем гораздо меньшей, чем она имеется в действительности. Это и понятно; нам удалось добывать лишь некоторую часть группы (а не всю) и это не позволяет определить максимальную и минимальную длину китов, входящих в этот косяк. Так, например, в 1933 г. убивали по 2 зверя из одного косяка 9 раз, по 3 зверя — 3 раза, и лишь 1 раз — 5; в 1934 г.— по 2 зверя из группы добывали 8 раз, по 3—2 раза, по 4—2 раза и только 1 раз — 11 из косяка в 18 голов (!).

Наибольшая разница в длине индивидов внутри группы достигла в 1933 г. 2,7 м, а в 1934 г.— 4,35 м. Неоднократная же добыча в одном косяке примерно равновеликих экземпляров, почти исключительно в пределах от 14 до 16 м, объясняется не возрастной группировкой, а тем, что именно этот размер является самым распространенным у кашалотов, обитающих в Камчатском море (см. табл. 1). Это заблуждение (не только Зенковича, но и ряда других авторов) исходит, вероятно, из наблюдений в тропиках, где действительно заметно резкое различие в величине между группами кашалотов. Но, однако, это объясняется отнюдь не возрастной, а половой группировкой: самки гораздо меньше самцов и поэтому кажется, что здесь имеются возрастные группы.

В самом деле, возможными причинами стадения китов по возрасту могут быть: 1) факторы, связанные с размножением (борьба за самку и др.), 2) борьба за пищу, 3) различие в составе пищи молодых и старых и, наконец, 4) разновременность появления и ухода из наших вод животных в зависимости от возраста. При анализе ни одна из этих причин к Камчатскому морю не применима: самок здесь нет, различий в составе пищи не подмечено (она была одинаковой, как в желудках 12-, так и 17-метровых животных), борьба за корм не может вызвать сортирования на группы по величине, потому, что здесь косяки при кормежке обычно рассыпаются. А сроки появления и ухода кашалотов (см. таблицы 1 и особенно 2), не находятся в зависимости от их размеров.

О продолжительности жизни кашалота мы можем судить пока только по одному случаю. В спине убитого кита была найдена металлическая часть гарпуна, которая успела совершенно зарасти в теле и покрыться толстым слоем жира. По дате и названию китобойца, проставленным на том гарпуне, удалось точно установить, что кашалот был ранен 40 лет назад (Васильев, 1891, стр. 167). При разделке он дал жиру около 7 тонн и по внешнему виду не был старым. Известны случаи, когда с кашалотов получали жиру 14 тонн. Учитывая, что чем старее кит, тем он больше дает жира (Peelle, 1932), можно предположить, что максимальный возраст кашалотов превышает 40 лет.

Таблица 3. Возрастной состав кашалотов

Место охоты	1933 г.				
	Время убоя китов	Продолжительность охоты за одним и тем же косяком (в часах и мин.)	Число убитых из одного и того же косяка	Размер каждого убитого (в м)	Максимальная разница в размерах убитых в одном и том же косяке (в м)
Авачинский залив	23.VI	4.10	2	12,23 12,8	0,57
Кроноцкий залив	1.VII	6.15	3	14,80 14,88 17,50	2,7
„ „	7.VII	2.00	2	15,6 16,2	0,6
„ „	22.VII	4.50	2	14,9 15,4	0,5
„ „	1.VIII	3.00	3	13,55 14,0 14,55	1,0
„ „	3.VIII	6.30	5	13,2 13,3 13,4 14,4 15,2	2,0
„ „	26.IX	3.30	2	14,65 15,25	0,6
„	28.IX	3.00	2	13,5 15,0	1,5
Авачинский залив	29.IX	3.00	2	15,3 15,6	0,3
„ „	2.X	2.20	2	14,45 16,8	2,35
„ „	12.X	4.00	2	15,5 16,35	0,85
„ „	27.X	5.30	2	16,7 16,7	—
„ „	27.X	4.00	3	15,2 15,3 15,8	0,6

[1] В графе продолжительность охоты дается время не с момента начала погони за обнару
группы.

Место охоты	1934 г.					Примечание
	Время убоя китов	Продолжительность охоты за одним и тем же косяком (в часах и мин.)	Число убитых из одного и того же косяка	Размер каждого убитого (в м)	Максимальная разница в размерах убитых в одном и том же косяке (в м)	
Кроноцкий залив . .	31.V	5.00	4	15,1 15,2 16,24 16,7	1,6	
„ „ . .	5.VI	1.05	2	12,4 14,2	1,8	Группа 8—10 шт. шла наNO
„ „ . .	13.VI	2.30	2	14,7 14,8	0,1	В пасущейся группе
„ „ . .	17.VI	11.32	11	13,0 13,37 13,6 13,65	4,35	Один косяк из 16 голов
„ „ . .	15.VII	1.50	3	10,9 11,0 12,1 13,9 14,35 14,6 14,75	1,2	Косяк самок с молодыми всего 10—12 шт. паслись
„ „				17,0 17,1 17,35		
Командорск. острова	15.VII	3.00	2	14,3 14,8	0,5	
„ „	15.VII	1.50	2	13,65 15,40	1,75	Пасущийся косяк из 6—7 китов
„ „	16.VII	1.10	2	14,9 17,0	2,1	
„ „	17.IX	1.25	2	14,1 14,65	0,55	
Район бухты Глубокой	18 IX	4.40	3	14,7 15,55 16,0	1,3	
Залив Олюторский .	22.X	6.40	4	15,0 15,1 15,40 14,4	1,0	
Кроноцкий залив . .	2.X	1.35	2	16,3 16,4	0,1	
„ „ . .	11.X	7.15	2	15,3 16,0	0,7	

женным косяком, а с момента убоя первого кита до момента смерти последнего представителя

Пища является, пожалуй, самым важным из факторов, определяющих места и продолжительность кочевок кашалота в летний сезон.

Ассортимент ее в Камчатском и южной части Берингова морях не отличается особым разнообразием. Мы выяснили, что основной корм кашалота состоял здесь из 5 видов головоногих моллюсков — Cephalopoda, из которых 2 вида из отряда Octopoda: 1) Octopus sp. sp., 2) Paroctopus gilbertianus и 3 вида из отряда Decapoda 1) Gonatus fabricii (кальмар Фабриция), 2) Gonatus magister и 3) Morotheutis robusta (гигантский кальмар). Последний обнаружен в желудке всего один раз. По материалу убоя 1934 г. основной пищей кашалота были кальмары, реже — осьминоги, еще меньшую роль играли придонные рыбы — скаты Rajidae (Raja типа Smirnovi). У Командорских островов кроме головоногих часто попадались в желудке остатки костистых рыб (из Scorpaenidae), крупные позвонки которых заставляли предполагать их величину свыше 0,5 м. Вместе с остатками этих рыб был извлечен красный окунь — Sebastodes ruber.

Зенкович (1935) указывает, что в 1933 г. в составе пищи этого зверя обнаружены остатки крабов Hyas coarctatus и Chionocoetes opilio sp. Эти ракообразные попали в желудок, вероятно, случайно и никакого значения для кашалота не имеют. Кроме названной пищи, можно указать еще (не для Камчатского моря): Illex illecebrosus, Eledone moschata (челюсти этого головоногого находились в амбре[1]), редко полярная акула — Somniosus microcephalus и другие донные рыбы.

По мнению некоторых авторов (J. Hjort, 1933, J. Murray, 1912) кашалотам во время поисков пищи под водой приходится вести ожесточенную борьбу с крупными головоногими, которые, как предполагают, могут быть до 16 м (10 м — туловище и 6 м щупальцы). Предположение это основано на находках остатков таких моллюсков в желудках кашалотов, на наличии у последних кожных ран и овальных кружков (не у всех) на губах, челюстях и голове (следы присосок головоногих). Очень интересно в этом отношении обследование кашалота, убитого у восточного берега Исландии, произведенное проф. Сарсом в Мофиорде (Bartsch, 1916). На челюсти зверя Сарс обнаружил большие округлые пятна диаметром до 27 мм, а из глотки достал кусок щупальца головоногого диаметром 17 см. В желудке найдены остатки рыб и многочисленные клювы („челюсти“) Cephalopoda, наименьшие из которых достигали 9 см. Гарпунер, убивший этого кита, сообщил, что последний в момент выстрела отрыгнул изо рта громадного „скюида“ около 6 м длиной.

P. Bartsch (1916) приводит рассказ Бюллина, очевидца борьбы между гигантским моллюском и кашалотом, наблюдавшего этот случай в тропическом море при ярком лунном освещении: „Огромный кашалот сцепился с колоссальной „каракатицей“, размером почти не уступающей киту. Ее бесконечные щупальцы обвили почти всего зверя, захватив ласты и в особенности его голову. Плотно прилипшее тело моллюска находилось немного сбоку морды животного и закрывало ее почти целиком. В свою очередь кашалот, обхватив нижней челюстью тело головоногого объемом не менее 1 700 л, медленно сжимал его в своей пасти. На белом моллюске хорошо выделялись его черные глаза диаметром не менее одного фута“.

В Кроноцком заливе на голове, верхних и нижних губах кашалотов я часто наблюдал многочисленные следы присосок. Иногда

---

[1] Об „амбре“ см. мою статью в „Природе“ № 5 (1936).

совершенно свежие, они ясно и рельефно выделялись на мягкой, рыхловатой коже кита. Диаметр их был равен величине отверстий охотничьих патронов 20, 16 и 12 калибров. Учитывая их местонахождение почти исключительно в области головы (главным образом близ рта), можно заключить, что следы являются результатом обороны (а не нападения) больших головоногих, которые достаются кашалоту в качестве корма не без боя.

[О присутствии гигантских Cephalopoda в наших водах говорит также находка одного кальмара, выкинутого морем на берег полуострова Миура (Восточный берег Японии) в апреле 1930 г. Этот моллюск имел длину туловища 3,6 м, длину щупалец 3,6 м, ширину туловища 0,54 м, общую длину 7,2 м. Полагают, что он принесен сюда из северных вод течением и погиб из-за шторма и высокой температуры воды.]

В нашей практике только один раз удалось обнаружить в желудке кашалота туловище кальмара — Morotheuthis robusta (без головы и конечностей) длиной 75 см, шириной у места соединения с головой 18 см. Эти размеры заставляют предполагать длину тела около 2,5 м. Перья („скелеты") кальмаров длиной до 40 см и роговые клювы величиной до 5 см (возможно у M. robusta?) мы обнаруживали нередко. Желудок при вскрытии почти всегда бывал в различной степени наполнен розовой жидкостью (иногда бледной). Последняя, вероятно, является пищеварительным соком и имеет необыкновенно сильный специфический неприятный запах. Она имелась даже в тех случаях, когда в желудках не содержалось никакой пищи. Обычно из разрезанного желудка вываливались мелкие кальмары (10—30 см); реже небольшие осьминоги (такой же величины) и масса роговых клювов (иногда свыше 4 000) самой разнообразной величины: от нескольких миллиметров до 5 см. Клювы длиной (0,5—1,5 см), присущие мелким головоногим (10—30 см длиной), значительно преобладали над остальными. Иногда с остатками пищи высыпались на палубу не успевшие разложиться глаза головоногих, величиною с крупный горох. Реже находили полупереваренные массы хрящевых позвоночников скатов с остатками мышц и их четырехугольные яйца (обыкновенно пустые) величиной с игральную карту. Только в районе мыса Олюторского — бухты Глубокой у некоторых китов мы обнаружили свежих — непереваренных скатов. Остатки же костистых рыб отмечались только у Командор.

В желудках пасущихся кашалотов я насчитывал до 350 мелких головоногих (по 10—20 см длиной). Один раз среди нескольких кальмаров был обнаружен стекловидный полупрозрачный правильно конусообразный стержень длиной 25 см, в диаметре у основания 3,5 см. По цвету он напоминал лед, по твердости — парафин. На его основании было хорошо заметно концентрическое строение. Природа данной находки не выяснена. Почти все кашалоты имели массу аскарид — Anysacis physeteris, которые сотнями плавали в розовой жидкости желудка [В трудах „Дисковери" (1932); из внутренних паразитов этого кита отмечены: из группы Cestodes — Phyllobothrinus Dic 1863; из Nematodes — Anysacis catodontis Baylis, 1929, и Anysacis physeteris Baylis, 1923; из Acantocephala — Bolbosoma brevicolle Malm 1867 и Bolbosoma capitatum Linst, 1880].

В кишечнике находилась жидкая масса кала. Вес ее (ориентировочно) достигал одной тонны. Степень заполненности желудка у зверей, убитых моментально (без агонии), зависит от их поведения (пасущиеся или ходовые) и от изобилия корма, а у раненых содержимое учесть нельзя, так как после выстрела они нередко отрыги-

вают пищу и выбрасывают кал. При этом с китобойца хорошо бывают заметны белые отрыгнутые тела головоногих и коричневый (от кала) цвет воды. Очень часто отрыгивают пищу и другие раненые киты: горбач, серый и особенно финвал (при подъеме на палубу „Алеута“ у них на бахроме уса обычно находим килограммовые дозы „извергнутой“ пищи, издающей сильный специфический запах). Однако выбрасывание кала отмечалось лишь у кашалота, причем не только у того, по которому производился выстрел, но нередко и у всех членов данной группы (при условии, если они держались кучно, а не врозь).

Ознакомившись с материалом, мы можем сказать, что пища кашалота либо пелагическая (основной корм кальмары), либо придонная (скаты, осьминоги). Известно, что кальмары ведут пелагический, а осьминоги — придонный образ жизни. Последние связаны с дном, так как здесь питаются и откладывают икру (по вертикали распространены до глубины 3 500 м).

Найденные в желудках скаты (Raja типа smirnovi), красный окунь (Sebastodes ruber), а также крабы Hyas coarctatus и Chinocaetes opilio бесспорно являются придонными организмами. Кроме того, неоднократно отмечавшиеся у самцов шрамы на морде и поломанные зубы, вероятно, получены ими, если не при драке за самку, то при соприкосновении с грунтом (при нырянии).

В табл. 4 включены кашалоты, имевшие в желудках свежую пищу. Для каждого из них указано время подводного пребывания над местом их убоя и приведены глубины (в метрах), нанесенные на карту меркаторской системы. Место убоя (долгота и широта) вносилось в паспорта убитых, а время ныряния записывалось по часам наблюдателем с капитанского мостика. Время принималось в расчет в том случае, если в поле зрения был один кит (чтобы не спутать с другим) или когда имелся целый тесный косяк, легко отличимый от других.

При просмотре таблицы мы видим, что из кашалотов, убитых над глубинами свыше 180—200 м ни один не имел свежих скатов и осьминогов, а лишь одних кальмаров, тогда как на местах с меньшей глубиной (Командоры и Олюторка) в желудках встречалась и свежая придонная пища (Sebastodes ruber, скаты и осьминоги). Особенно убедительно это в данных из Кроноцкого залива, где почти все кашалоты убиты над глубинами от 200 до 400 м. Из них ни у одного не встречено ни целых скатов, ни осьминогов. Таким образом, можно предположить, что в частях моря с глубинами выше 200 м кашалоты кормятся только пелагической пищей (в основном кальмарами), а на более мелких местах помимо этого также донными рыбами и осьминогами.

Следовательно, в зависимости от глубины места кормежки может изменяться и характер пищи: либо пелагической на глубоких местах, либо смешанной (придонной и пелагической) на мелких.

Пищу, как и все киты, кашалоты переваривают очень быстро. Поэтому можно думать, что те из них, у которых в желудке обнаружены совершенно свежие донные рыбы и осьминоги, ныряли за ними до дна именно в том районе, где они были убиты. Таким образом, по месту убоя и по карте мы определяли глубину их ныряния, которая по нашему материалу достигала до 180 м (свежий Sebastodes ruber в районе острова Беринг). Подобная цифра, мне кажется, служит пределом ныряния в поисках пищи всех китообразных (раненые ныряют и глубже), так как кашалот из всех млекопитающих является самым приспособленным к высокому давлению воды.

Таблица 4. Род пищи, глубина и время ныряния кашалота в Камчатском и в южной части Беренгова морях

Место ныряния	Дата	Длина кашалота (в м)	Род свежей пищи в желудке кита	Время пребывания под водой до выстрела (в минутах)	Глубина над местом встречи и убоя кита (в м)	Примечание
Кроноцкий залив . .	12.V	14,2	Кальмары	20-25	384	На поверхности воды 5—3 минут. Одиночка
	12.V	14,8	»	15—20	200	Одиночка
	22.V	14,75	»	30	384	На поверхности воды 10 минут; вблизи имелся еще один кашалот.
	31.V	15,2	Мелкие кальмары		325	Пасущийся в распыленом косяке из 10 китов
	17.VI	17,1	Кальмары		340	Пасся в распыленном косяке в 18 голов
Командорские острова (Остров Беринг) . .	15.VII	14,3	Кальмары и осьминоги	75	170	Давал 35—40 фонтанов
	15.VII	14,8	То же	60	140	Пасся в распыленном косяке из 3-х штук
	15.VII	15,4	Sebastodes ruber и головоногие	20—25	180	6—7 штук паслись распыленным косяком.
	17.VII	14,65	Головоногие с остатками костистых рыб.	20	210	Пасся в группе из 3— китов
	16.VII	16,9	То же	35—40	130	Одиночка
Район бухты . . . . Глубокой	18 IX	15,55	Головоногие и скаты	10—20	110—180	Кормился, идя на SWest Давал до 40 фонтанов. Одиночка
	18.IX	14,7	То же	20	110—180	Давал 35—40 фонтанов. Пасущийся, одиночка
Залив Олюторский	22.IX	14,4	Головоногие и скаты	30—40	180	Шли 4 в пасущейся группе
Кроноцкий . . . . . залив	11.X	16,0	Пустой	52	393	Одиночка
	11.X	16,8	Кальмары и остатки скатов	52	360	»

Вследствие колоссального давления на глубине 180 м (18 атмосфер) нужно полагать; что кашалот так глубоко опускается очень редко. По вытравленному тросу и наклону линия в момент погружения нами отмечена глубина ныряния раненого до 240—300 м.

Омманей (F. D. Ommaney, 1935) категорически отрицает возможность безвредного для китов опускания на большие глубины и считает пределом 35 морских саженей. Он сомневается в точности определения глубины ныряния при кормежке по установленному придонному обитанию головоногих. Но, даже отбросив сомнительных для Омманея осьминогов, мы видим по наличию придонных рыб (скатов и красного окуня), что глубину (35 морских саженей), указанную им, нужно удвоить (180 м).

Наибольшая продолжительность пребывания животного под водой, нами зарегистрированная, равна 75 минутам (!) (в районе Командорских островов при глубине 170 м).

Van Beneden (1888) по этому вопросу пишет: „Капитан Грей сообщает, что бывали случаи, когда кашалот проводил под водой около двух часов и выбирал линя до 700 морских саженей". Помимо того, что этот вид ныряет глубже других китов, он также, повидимому, способен и держаться под водой значительно дольше всех остальных китообразных.

Естественно появляется вопрос: какие приспособления для этого имеются у кашалота?

Киты имеют ряд адаптаций к длительному пребыванию под водой и к большим давлениям: эластичные и растяжимые легкие с плотными стенками легочной паренхимы, иногда с хрящами вокруг мельчайших бронхов (у дельфинов); прекрасно развитую чудесную сеть, через которую снабжается кровью при продолжительном нырянии головной и спинной мозг; прохождение артерий meniglae spinales, снабжающих мозг, в позвоночнике (защита от давления); толстую оболочку глаза; своеобразное строение и мускулистость дыхала; мощный слой кожного сала и т. д. У кашалота же, кроме этого, имется ряд специфических приспособлений. Так, Peters (1930) пишет „Голова его способна выдерживать колоссальное давление; вид ее показывает, что он может быстро погружаться на глубину". Интересно, что у зубатых китов, в той или иной мере связанных с придонной пищей (Hyperoodon rostratus, Kogia, Monodon monoceros), имеется над лобными и челюстными костями спермацет и воздушные полости, связанные с носовым каналом. Возможно, что это одно из важных приспособлений для ныряния на глубины. У кашалота наличие двух полостей, соединенных с правым тупо оканчивающимся носовым проходом, кажется смягчает давление на легкие, являясь особым „компрессором", принимающим на себя действие силы сдавленного в легких воздуха. Дело в том, что воздушные мешки и носовой проход имеют упругие стенки (оболочку), которые непосредственно примыкают к полужидкому спермацету. Все это создает эластичную пружинистость, которая смягчает и регулирует разницу внутреннего и внешнего давлений. Поэтому быстрое изменение давления не может оказать столь же быстрого и вредного действия на организм.

Безусловно, очень важную роль играет и физиологическое приспособление кашалота к нырянию. Оно заключается вероятно в особенностях крови [1] и этим устраняет „кессонную болезнь".

---

[1] Интересно отметить, что у кашалота температура тела (крови) значительно выше таковой других китообразных. Так, Guldberg (1906) приводит таблицу температур: Physeter macrocephalus имеет 40°, Balaena mysticetus—38,8°, Balaenoptera musculus—35,4° Phocaena communis—35,6°, а по другим измерениям—37,8°, Delphinus delphis—35,6°.

Массивная голова переносит центр тяжести кашалота в его переднюю часть на уровень грудных ластов, чем достигается большая устойчивость и управляемость телом при нырянии. А ее специфическая конструкция, повидимому, хорошо приспособлена и к дыханию. У полосатиков дыхало окружено высоким валиком, и обычно валик первым показывается из воды. Поэтому вдох производится довольно легко. У кашалота же дыхало находится на самом конце морды и, чтобы вдохнуть ему, казалось бы, нужно сделать усилие, чтобы приподнять голову и выставить дыхало над водой. Однако легкий спермацет (удельный вес—0,88) выполяяет эту функцию, механически приподнимая конец головы без особых усилий со стороны самого животного. Нечто подобное, вероятно, бывает и при сне, вопрос о котором до сих пор не имеет единодушного решения. Сон китов происходит на поверхности воды, причем тонущие виды (полосатики) поддерживают свое тело наверху тем, что рефлекторно и непрерывно движут ластами („рулями высоты"). На то, что киты спят, указывают нередкие встречи на воде неподвижно лежащих животных (особенно горбачей и кашалотов).

Малообтекаемая форма головы кашалота может быть объяснена при учете особенностей его относительно малоподвижной пищи (головоногие). Поиски последней он производит с помощью органов зрения, но при хватании ее, вероятно, пользуется только осязанием губ и языка, так как в этот момент пища должна закрываться от глаз его головой.

В процессе регистрации встреченных животных, основываясь на поведении китов, мы делили их на „ходовых" (совершающих миграционные переходы и перекочевки) и на „пасущихся" (кормящихся). Основные различия между ними (по нашим наблюдениям) следующие: ходовой кашалот идет быстро вперед (5—7 миль в час; наибольшая скорость отмечена у раненых до 9—10 миль), дает много фонтанов, сравнительно долго идет по поверхности, настойчиво держится более или менее одного направления и бывает чаще всего в тесной группе (иногда свыше десяти голов). Подобно „ходовому" ведет себя и напуганный зверь. Пасущийся же часто меняет направление (курс), имеет небольшую скорость (около 3 миль), долго пребывает под водой (чаще всего от 20 до 35 минут) и встречается, главным образом, водиночку или в распыленных косяках. Массовое скопление корма у полосатиков (Schizopoda и косяковая пелагическая рыба) привлекает их на кормовые поля в спаянных косяках. Пасущиеся же кашалоты из-за сравнительно разбросанного характера их корма (Cephalopoda, Rajidae) вынуждены держаться поодиночке. На поведение китов влияет много условий (степень их голода, изобилие пищи и т. п.). Поэтому, чтобы определить ходовой это кит или пасущийся, мы по возможности руководствовались целым комплексом признаков, характерных для тех и для других.

Наибольшее число фонтанов у кашалотов в промежутке от ныряния до ныряния насчитывалось нами до 40 шт. (в литературе до 75). Время пребывания на поверхности воды нами отмечалось 5—10 и до 15 минут. Известно, что крупные кашалоты более регулярны в своих дыхательных движениях, дольше бывают под водой и больше дают фонтанов по сравнению с мелкими. Васильев (1891) пишет (стр. 167): „Замечено многими опытными китобоями, что, вынырнув на поверхность, кашалот делает столько выдыханий и вдыханий, сколько от него можно получить баррелей жира. Большой кашалот остается под водой в поисках пищи от одного до полутора часов. Появившись на поверхность, он дышет 50—60 раз с промежутками в

15 секунд. Все дыхание его занимает четверть часа". Далее на стр. 168: „Капитан Post преследовал одного из кашалотов в течение целого дня и он ни разу не оставался под водой меньше 50 и больше 52 минут, а вынырнув, дышал не меньше 46 и не больше 48 раз". Точные и регулярные движения, свойственные этому виду, отмечались и Скаммоном (1869). Он указывает, что молодые проводят над водой $^{1}/_{4}$—$^{1}/_{5}$ всего времени, делают 30—40 дыханий и скрываются под водой около 20 минут. Тут же Васильев продолжает (стр. 168): „Замечено, что в одних морях кашалоты дышат (дают фонтаны) чаще, чем в других, вероятно потому, что им приходится питаться на разных глубинах".

На описании фонтанов, которые я делю на три группы, следует остановиться, потому что у многих зоологов имеется до сих пор неверное представление об их природе.

Фонтан производят все крупные киты, причем у каждого вида имеются в нем характерные черты (форма и высота): у кашалота, например, он резко отличается от всех других тем, что направлен немного косо—вперед, короток, толст и имеет неправильно овальную форму при высоте до 4 м. Фонтан получается при выдохе, который у кашалота длится согласно Беддарду 3, а по Раковице 6 секунд. Механизм этого явления следующий: поднимающийся наверх кит начинает выдох, еще находясь под самой поверхностью воды. С силой вырывающаяся струя выдыхаемого из легких воздуха захватывает с собой частицы воды и выбрасывает их над поверхностью в виде фонтана (брызговой фонтан). Когда же дыхало уже выставилось из воды, а выдох еще продолжается, то при низкой температуре воздуха над брызговым фонтаном взлетает еще и конденсированный пар (получается „смешанный фонтан").

При штилевой погоде этот пар остается висеть в воздухе в виде столба, иногда даже после того, как кит снова успеет скрыться под воду (по этому признаку легко отличать смешанный фонтан от брызгового). Это особенно отчетливо я наблюдал 17 сентября в Беринговом проливе у финвалов, горбачей и грейвалов, причем фонтан их казался много выше обычного, благодаря взлетающему пару. Наконец, в холодных широтах, наряду со „смешанными", можно различать и чисто паровые фонтаны. Это возможно при том условии, если выдох начинается не под водой, а на поверхности, когда дыхало уже выставилось на воздух. Это бывает у китов, заходящих в бухты, где они обыкновенно глубоко не ныряют и зачастую не дают брызговых фонтанов. Если в воздухе достаточно холодно, то выдыхаемые ими водяные пары, подобно дыханию на морозе, конденсируются в видимый пар (паровой фонтан). Аналогичное явление наблюдал я также и у моржей в районе острова Аракамчечен.

Из сказанного ясно, что при высокой температуре в тропиках могут существовать фонтаны только одного рода—брызговые, тогда как в холодных условиях (Арктика и Антарктика) всех трех родов.

VII. ВОПРОСЫ МИГРАЦИЙ КАШАЛОТА

Подобно другим китам кашалоты в зависимости от сезона совершают ежегодные миграции. Для понимания этого вопроса разберем данные по убою и регистрации (в 1926 г. материал „Веги" и 1933, 1934 и 1935 гг., материал „Алеута").

Начинаю с наиболее полного материала 1934 г.

В 1934 г. впервые встретили кашалотов в пути из Владивостока на Камчатку 9 мая у Курильской гряды, в 50 милях к востоку от берега на широте 47° 30′—48° 22′

(траверз островов Симушира и Харимкотан). Это оказалось самое большое стадо (до сотни голов) за весь сезон. Оно было разбито на одиночек и небольшие группы (по 3—6), причем число первых преобладало. Наблюдение над ним длилось в течение 6 часов с китобойного судна „Трудфронт“. Судя по некоординированным направлениям животных, косяк был пасущийся. Придя 12 мая в Кроноцкий залив, мы уже встречали одиночек, причем с 12 мая по 18 июня эти встречи были почти ежедневными, иногда лишь с небольшими перерывами в 2—3 дня. С 18 июня и до самого отхода флотилии на Командоры (11 июля) кашалоты вдруг из названного залива исчезли (5 июля как исключение встречен самочный косяк). Лишь 15 июля, попав на Командоры, мы снова обнаружили кашалотов, при этом в массовом количестве.

За время охоты в Кроноцком заливе с 12 мая по 18 июня три китобойца зарегистрировали 98 кашалотов (цифра мной выведена из дневников по возможности без дублирования). Из них почти 50% отмечены как пасущиеся (табл. 5). В районе же острова Беринг всего за 7 дней охоты с 15 по 22 июля зарегистрирован 61 зверь, из которых 53 указаны пасущимися. Возникает мысль, что исчезновение животных из Кроноцкого залива связано с их переходом в районы Командор. Это тем более вероятно что, двигаясь (29.VIII—3.IX) на север от острова Беринг до Олюторки, мы их совершенно не встречали, кроме двух 21 июля в 120 милях на N^{d} от острова Беринг.

В середине июля Полутов (из КОТИРХА) встретил в районе острова Топорков (Авачинский залив) распыленное на небольшие группы стадо кашалотов общим числом до 50.

31 июля, уходя в Чукотское море, мы прервали наблюдения над этим видом на 2 месяца. Только 18 сентября, возвращаясь на юг, снова встретили первый косяк на траверзе бухты Глубокой (S=60° 35′N; l=172° 21′e) (косяк направлялся на SW^{est}, он состоял из 10 кашалотов и оказался самым северным в этом году). 22 сентября отметили другую группу (в 6 голов), идущую на SO^{st}. В Кроноцком заливе с 1 по 11 октября отмечены 4 ходовых кита (на NO), 4 пасущихся с направлением на SO^{st} и 2 одиночки. В Авачинском заливе с 1 по 19 октября встречены последние особи: две группы по два зверя с направлением на O^{st} и SSW^{est} и пасущийся одиночка. С 19.X до окончания промысла (7.XI) их больше не встречали (табл. 5 и 6). В табл. 5 дана регистрация кашалота тремя китобойцами за весь сезон по районам и выведен „процент убоя“ (см. IX главу).

Таблица 5. Регистрация кашалотов в 1934 г. флотилией „Алует“ и процент убоя

Место	Каким китобойцем / Время	Авангард		Энтузиаст		Трудфронт		Всего		% убоя
		встречено	убито	встречено	убито	встречено	убито	встречено	убито	
Кроноцкий залив . . .	С 12/V по 11/VII	28	13	27	9	45	22	100	44	44
Командоры (Беринг) . .	С 15/VII по 22/VII	17	5	25	4	19	4	61	13	21.3
Олюторка и бухта Глубокая	С 18/IX по 28/IX	6	4	—	—	10	3	16	7	43.8
Кроноцкий залив . . .	Октябрь	4	3	5	3	1	1	10	7	70
Авачинский залив . . .	Октябрь	2	1	2	1	1	1	5	3	60
Всего		57	26	59	17	76	31	192	74	—
Процент убоя—отношение числа убитых к числу встреченных		45,6		28,8		40,7		38,5		—

В 1935 г. промысел начался в Кроноцком заливе 27 апреля, причем первые кашалоты (несколько штук) были обнаружены еще за время перехода от Сангарского пролива до бухты Моржевой с 18 по 27 апреля. Первый кашалот убит 1 мая, второй только 6 мая. Большой промежуток (5 дней) объясняется плохой погодой и ничтожным еще в это время количеством зверя. Уже 7 мая убили трех, а 8 мая — пять кашалотов. Всего убито в Кроноцком и Авачинском заливах: в мае — 22, в июне — 25, в июле — 7, причем из 7 последних 3 были взяты 9 июля. С 9 по 17 июля добыча прерывается до перехода на Командоры. 18-го флотилия появилась у острова Беринг и в первый же день, несмотря на туман, убила 7 кашалотов. За 11 дней убито 31. С 30.VII по 22.X охота идет на севере (Олюторка — Чукотское море), где их совершенно не встречали Только возвратившись 23.X снова на Командорские острова, за 3 дня здесь убили последних 10 кашалотов. После того как 26.X покинули Командоры, в Камчатском море их больше не встречали до самого окончания китобойного сезона.

Таблица 6. Убой кашалотов в Камчатском и южной части Берингового моря

„Вега" 1926 г.				„Алеут" 1933 г.			
Место	Дата	Количество убитых		Место	Время	Количество убитых	
		самцы	самки			самцы	самки
Бухта Моржевая	9/VI—22/VI	3	0	Южная часть Камчатки . . .	22/VI—30/VI	3	—
„ Наталья .	27/VI—2/VII	1	0	Кроноцкий залив	1/VII—30/VII	19	—
Кроноцкий залив	15/VII—16/VIII	11	6	То же	1/VIII—3/VIII	13	—
Остров Беринга .	23/VIII—29/VIII	1	0	Олюторка . . .	16/VIII	1	—
Бухта Моржевая	30/VIII—7/IX	1	0	Полярное и Берингово моря .	17/VIII—20/IX	0	—
Остров Беринга . (N^d часть)	9/IX—11/IX	7	0	Кроноцкий залив	26/IX—27/IX	2	—
Остров Беринга . (S^d часть)	12/IX—2/X	0	0	Авачинская губа и южная часть	28/IX—30/IX	6	—
Кроноцкий залив	4/X—26/X	10	1	Камчатки	1/X—27/X	13	—
Всего . . .	—	34	7	Всего . . .	—	57	—

Продолжение табл. 6.

„Алеут" 1934 г.				„Алеут" 1935 г.		
Место	Дата	Количество убитых		Место	Время	Количество
		самцы	самки			
Кроноцкий залив	12/V—31/V	15	0	Кроноцкий и Авачинский заливы	1/V—30/V	22
То же	1/VI—18/VI	26	0		1/VI—31/VI	25
То же	18/VI—4/VII	0	0		1/VII—15/VII	7
То же	5/VII—13/VII	0	3	Остров Беринга (N^d часть) .	18/VII—23/VII	31
Остров Беринга .	15/VII—22/VII	12	0	Олюторка и Полярное море .	30/VII—22/X	0
Кроноцкий залив	24/VII—30/VII	1	0	Остров Беринга	23/X—25/X	10
Полярное море и северная часть моря Беринга .	1/VIII—17/IX	0	0	Бухта Моржевая Авачинский залив	26/X—6/XI	0
Бухта Глубокая .	18/IX—21/IX	3	0			
Олюторск. залив .	22/IX—28/IX	4	0			
Кроноцкий и Авачинский заливы	1/X—18/X	10	0			
Всего . . .	—	71	3	Всего . . .	—	95

В 1933 г. промысел начался с 21 июня. Первые кашалоты, разреженные группы встречены 22 июня у Ю. Камчатки на траверзе острова Уташат. В Кроноцком заливе их встречали в течение всего июля (табл. 6). В начале августа все обнаруженные кашалоты отмечены как ходовые на NO^{st} (возможно к Командорским островам?), а после шторма 3—4 августа они исчезли и не встречались до 16 августа. За переход с 8. по 13 августа от бухты Моржевой до Олюторки, несмотря на развернутый строй китобойцев, не встречено ни одного и лишь 16 августа был убит самый северный кашалот в том году, в заливе Олюторском (60° 05′ о. ж, н I 69° 28′ в. д.). Затем в наблюдении следует перерыв с 16. VIII до 26.IX, связанный с пребыванием флотилии в северных водах. Лишь 26.IX при возвращении в Кроноцкий залив были убиты первые два зверя в районе бухты Моржевой. Они были обнаружены в виде небольших групп (по—5-6 голов), которые передвигались по SW^{est}, временно останавливаясь для кормежки (Зенкович). Затем с 28.IX по 27.X было убито еще 19 кашалотов и уже с 27 октября несмотря на продолжительную охоту у Ю. Камчатки их больше не встречали.

В 1926 г. промысел начался 9 июня (добычу по месту и времени см. в табл. 6). В конце июня близ бухты Натальи был убит самый северный экземпляр за сезон на широте 61° 30″.

„Вега“, охотясь у Командор, предпочитала бить более ценных финвалов, не обращая внимания на кашалотов, поэтому так низка здесь добыча последних. С 4 по 26.X охота идет снова в Кроноцком заливе (убито 10 самцов и 1 самка).

Из всех этих материалов в согласии с имеющимися опросными данными и дневниками регистрации можно заключить, что:

I. Кашалоты появляются в Камчатском море в конце апреля — начале мая из японских вод вдоль Курильской гряды (срок может смещаться в обе стороны в зависимости от гидрометеорологических и ледовых условий в том или ином сезоне). Исчезают же отсюда в сентябре-октябре, примерно, теми же путями, как и в весенний приход. Последние особи встречены здесь в 1926 г. — 26.X, в 1933г. — 27.X, в 1934 г. — 19.X и в 1935 г.— 25.X. Однако, когда флотилия уходила из района Беринг (25.X.1935 г.), то кашалоты здесь еще имелись (возможно это были оставшиеся зимовать, если только версия о зимовках справедлива). В Кроноцком же заливе после 25.X их совсем не встречали.

На основе одиночных наблюдений над направлением финвалов и кашалотов в 1934 г. возникает мысль о возможности миграции незначительной части этих видов вдоль Алеутской гряды.

II. В летний сезон — от мая до октября — одиночки и небольшие кормовые группы (от двух и до нескольких десятков голов) кочуют по всему Камчатскому морю, встречаясь как вдали от берегов (120 миль), так и вблизи на континентальной ступени восточного побережья Камчатки и Командор. Наибольшего количества они достигают здесь в летнее время (конец июня, июль, август, возможно и сентябрь). В мае и июне постепенно увеличиваются в численности, а в сентябре-октябре убывают и, наконец, исчезают.

III. Распространение кашалотов на север ограничено южной частью Берингова моря. Самый северный индивид по нашим материалам убит „Вегой“ (1926) на траверзе бухты Натальи (61° 30′ северной широты). Опросы промышленников-коряков показали, что этот кит известен под названием „кояпчак“ до Майна-Пылго (62° северной широты). Севернее мыса Наварин (62° 20′ северной широты), в Анадырском заливе, а тем более в Беринговом проливе прибрежным жителям [1] кашалот совершенно не известен.

Таким образом, его северная граница распространения в Беринговом море лежит между 62° и 62° 30′ северной широты.

То же самое относится и к боттленосу, у которого пища в Камчатском море во многом сходна с таковой кашалота. По H. Bolau

[1] Чукчи и эскимосы прекрасно разбираются во всех встречающихся у них видах китов имеют для них свои национальные названия и вполне точно определяют их по одной усовой пластинке. Это проверено мной в Сирениках, Истихэте и Наукане.

(1895) северная граница распространения Physeter macrocephalus идет от мыса Оммани (52° 12′ северной широты) на запад к Камчатскому заливу (55 — 56° с. ш.). Наши данные относят ее значительно севернее (см. карту): по восточному побережью СССР до 62° северной широты (не переходя за мыс Наварии), а по западной Америке — до Аляскинского залива включительно (59 — 60° северной широты). Вопрос, заходят ли эти животные к северу от полуострова Аляска, я склонен решать отрицательно, учитывая отсутствие здесь теплых и полутеплых течений.

IV. Основное место летнего нагула кашалотов в Камчатском море — это район Камандорских островов. Алеуты сообщают, что „чидукун“ (кашалот) в наибольшем количестве встречается здесь в июле и августе, а отчасти в июне и сентябре. Это подтверждается Суворовым Е. К. (1924) и д-ром Слюниным (1895). Тот факт, что за 7 дней охоты в 1934 г. здесь встречены две трети всех виденных нами кашалотов в Кроноцком заливе в течение 2 месяцев (табл. 7), и почти все были зарегистрированы, как пасущиеся, говорит в пользу нашего мнения. Двукратное исчезание их из Кроноцкого залива (в 1933 г. в конце июля — начале августа и в 1934 г. — во второй половине июня) мы объясняем концентрацией их именно у Командор, тем более, что в других местах за время охоты и время перехода до Олюторки они нам не встречались. Наконец, в 1935 г. в Кроноцком заливе за 75 дней охоты (I.V — 15.VII) их убито 54, а в северной части острова Беринга только за 11 дней — с 18 по 29.VII, несмотря на туманные дни — 31.

Имеются данные алеутов о редком присутствии финвалов и кашалотов в зимнее время в окрестностях Командор. Кроме того, известны два вполне достоверных факта о боттленосах, выброшенных на берег острова Беринга: один в марте 1932 г. в бухте Саранной, другой в феврале 1934 г. в окрестностях мыса Манат.

Имея в виду сходство пищи в Камчатском море у обоих зубастых китов, я считаю возможной зимовку у Командор и некоторых кашалотов.

Несомненно, пища является главным фактором, определяющим:
1) время пребывания и распространения китов в наших водах,
2) характер и размеры их кочевок в поисках мест нагула и
3) районы скопления животных в тех или иных местах.

И, действительно, северные границы распространения кашалота и боттленоса в Беринговом море совпадают с резким уменьшением глубин, простирающихся на среднюю и северную часть Берингова моря, Берингов пролив и Чукотское море. Вероятно, с изменением глубин связано и изменение гидроэкологических условий (температура, течение, давление, соленость) обитания головоногих, что, вероятно, ограничивает их массовое распространение, а в связи с ними и распространение обоих зубатых китов.

В Беринговом море ясно выраженные теплые течения отсутствуют и лишь слабые полутеплые ветви заметны в Беринговом проливе, но они не имеют для кашалотов никакого значения. Места нагула китов должны отличаться изобилием и легкостью добывания пищи. Командоры вполне удовлетворяют этому: 1) обширное относительное мелководье (50 — 100 м) вокруг островов позволяют кашалотам легко добывать кроме пелагической, и придонную пищу с небольших глубин; 2) наличие полутеплых течений здесь создает благоприятные условия для изобилия пищи.

К восточным берегам Камчатки подходит ослабленная ветвь Куро-Сиво, которая разбивается на две: одна заворачивает на восток

к Командорам, возможно следуя далее Алеутской грядой, а другая проходит на север между Камчаткой и островом Беринга, теряясь где-то у Олюторки. Эти полутеплые струи действуют лишь в летнее время, благоприятствуя развитию корма. Зимой (январь, февраль) по этому же направлению начинает итти обратное „холодное“ течение (Ойя-Сиво), тем не менее имеющее температуру, несколько более высокую по сравнению с таковой окружающих вод. Зимнее понижение температуры влияет в первую очередь на уменьшение пелагической пищи и поэтому кашалот уходит на юг. А редкие зимующие особи, вероятно, вынуждены переключаться на придонный корм, который, как уже говорилось, легче добывать на мелких местах, в частности в окружении Командор. Теплые течения и температура среды не прямо воздействуют на кашалотов, а через пищу.

Интересно разобрать какое место занимает кашалот в сравнении с другими видами китов в том или ином районе Камчатского моря. В табл. 7 приведены данные регистрации 1934 г. с трех китобойцев в Кроноцком заливе за два месяца и у Командорских островов за семь дней.

Таблица 7. Регистрация китов в Камчатском море в 1934 г.

Вид	Кроноцкий залив		Командорские острова	
	зарегистрировано с 12 V по 11.VII	из них убито	зарегистрировано с 15. VII по 22.VII	из них убито
Финвал	393	57	88	6
Кашалот	100	44	61	13
Боттленос	289	4	30	—
Горбач	11	6	5	—
Синий кит	7	1	1	—

Как видно из таблицы, наиболее частый вид в Камчатском море финвал. Второе место в Кроноцком заливе принадлежит боттленосу, а у Командор — кашалоту. Реальное соотношение видов отображается гораздо точнее по регистрации всех встреченных китов, чем по результатам убоя. Дело в том, что не за каждым видом одинаково настойчиво ведется охота и не за всеми одинаково легко охотиться. Например: по численности убоя кашалот немногим уступал финвалу (44 против 57), тогда как по цифрам регистрации первый встречался реже второго в 4 раза (100 против 393).

В настоящее время в северной половине Тихого океана грубо различают два мигрирующих стада китов: одно по континентальной ступени Азии, другое — Америки (Kellog, 1928, Зенкович, 1934). Но нужно признать еще одно стадо гренландских китов (Balaena mysticetus), кочующее в море Бофора, Чукотском море и в северной части Берингова моря.

Hilzheimer (1929) делит всех китов, совершающих регулярные миграции на три биологические группы. К первой относятся те, которые постоянно обитают в полярных районах и находятся в зависимости от движения кромки льдов (связь с изобилием пищи). Ко второй — относятся прибрежные киты, которые совершают миграции и находят пищу вблизи берегов, не заходя далеко в открытые моря. Большинство из них имеет для деторождения определенные места, расположенные в бухтах, заливах и т. п. Эти киты океанов не пересекают. Наконец, третья группа включает те виды, которые при миграциях

(на юг и на север) хотя и придерживаются континентальной ступени, но с большими исключениями. Океаны они пересекают свободно, иногда даже переходят экватор, придерживаясь тех или иных океанических течений. К последней группе в числе других китов мы относим и кашалота.

Принимая во внимание древность отряда Cetacea, можно думать, что миграции второй и третьей группы произошли исторически в связи с изменением континентов и гидроклиматических условий. Вероятно, эти „пути" (направления), когда предки китов были еще тесно связаны с берегом, являлись вначале приспособительными в поисках пищи и пролегали по сравнительно мелкой воде, где ориентировка была вполне возможной. Впоследствии же с изменением глубин и континенсов и с окончательным переходом кита к водному образу жизни вместе с миграциями закрепилась по наследству и ориентировка в пространстве. Что касается первой группы (в понимании Hilzheimer), то, вероятно, и здесь вначале ориентировка происходила по берегам, а впоследствии с приспособлением к другим условиям (пелагическая пища) эту роль выполняли льды.

В заключение остановимся еще на двух вопросах, связанных с миграциями: 1) о растянутости у кашалотов сроков спаривания (см. IV главу) и 2) о причинах отсутствия самок в широтах выше 45—50° и в частности в Камчатском море (см. IV главу)[1].

Напомним для этого два известных положения: 1) вследствие разности сезонов[2] в Северном и Южном полушариях стада северных и южных полосатиков не могут смешиваться друг с другом и, как правило (с целым рядом исключений) не переходят экватора; 2) основная масса спариваний полосатиков происходит в теплых водах после их осеннего возвращения из Арктики и Антарктики, т. е. в то время, когда киты „спасаются" от зимней бескормицы, направляясь в теплые воды. Некоторая часть копуляций вне этого периода, повидимому, происходит во время самой миграции (блювал, финвал).

У кашалота же картина несколько иная. Этот вид подобно другим китам также имеет северную и южную популяции. Но размах миграций у самцов гораздо больший, чем у самок: последние кочуют лишь в пределах тропиков и субтропиков, тогда как самцы достигают по теплым течениям до полярного круга (Мурманское побережье). А так как некоторые особи могут переходить экватор (см. ниже), то ясно, что в другом полушарии они могут встретиться прежде всего с недалеко мигрирующими самцами. Такие встречи полов разных полушарий, бывающие как у северных, так и у южных самцов, объясняют нам те случаи, когда у меньшинства самок обнаруживаются зародыши, зачатие которых по времени (по сезону) прямо противоположно большинству. У этого меньшинства спаривание с самцами другого полушария приходится как раз на время отсутствия (миграции) своих самцов; абсолютное же большинство спаривается с самцами своего полушария по мере возвращения последних в малые широты. Что касается возможности перехода экватора и временного смешения китов, то Келлог (1930) указывает, что на некоторых китах, выловленных у Японии, обнаруживали антарктических паразитов. Кроме того, этот же автор (1928) признает возможность некоторого смешения арктических и антарктических блювалов в малых широтах. Bolau (1895) пишет, что кашалотов, раненых, но оборвавших линь у Перу, впоследствии удавалось убивать у Соединенных штатов.

---

[1] Наши толкования по этим вопросам из-за недостаточности материала следует считать гипотетическими.

[2] В то время как в северном полушарии бывает зима, в южном—лето, и наоборот

По вопросу, почему самки не выходят из пределов теплых вод, тогда как самцы достигают отдаленных от тропиков районов, имеется ряд толкований. Ван Бенеден (1888) говорит, что у Северной Европы встречаются только самцы, причем те, которые заблудились в струях Гольфштрема. Однако такое объяснение не разрешает вопроса, почему не могут „заблудиться“ и самки. Кроме того, регулярные сезонные миграции здесь сводятся к случайному явлению — плутанию китов.

Другое толкование (Harmer, Mills и др.) объясняют это неспособностью принимать участие в размножении старых или, наоборот, слишком молодых самцов. „Странствующим“ являются по Гармеру (1928) бесценные в воспроизведении потомства старые особи, а по Мильсу (1930), наоборот, молодые, еще не участвующие в размножении. Самки же, занятые выкормкой молодняка, в холодные воды не заходят. Однако здесь не дается ответа, почему в таком случае не „странствуют“ подобно самцам старые и молодые самки. Кроме того, эта точка зрения не выдерживает критики со стороны фактического материала: основную массу убоя в Камчатском море составляют именно средние (а не молодые и старые) самцы (см. табл. 1 и 2).

Объяснять это явление избыточным (вследствие полигамии) количеством самцов так же мало вероятно. Вряд ли эти „лишние“ индивиды, несмотря на деятельность гормонов, покинут арену борьбы за самку, тогда как другие останутся при самках. Нам кажется, что такая разница в миграциях полов в пространстве сложилась исторически под влиянием следующих положений: 1) полигамные самцы в процессе борьбы за самку к концу сезона размножения испытывали сильное истощение и поэтому производили поиски пищи более интенсивно, чем самки; 2) последние, будучи связанными с определенными местами деторождения, удалялись от них на меньшие расстояния, чем самцы; 3) наличие в самочных косяках сосунков определенным образом ограничивало миграции самок (может быть необходимость особо благоприятных условий для выкормки молодняка не позволяла выходить этим косякам из малых широт, а может быть влияла здесь и неспособность молодых к большим передвижениям из-за малообтекаемости формы кашалота).

Потребность же самок в пище удовлетворяется, повидимому, тем количеством корма, какое имеется в теплых водах.

VIII. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАШАЛОТА

Мы намеренно поместили эту главу после главы о миграциях, где уже говорилось о факторах, влияющих на распространение этого зверя.

В табл. 8 сведены цифры по убою китов, взятые из различных источников (Harmer, Bolau, Kellog, Risting, Кураками, бр. Люри и др.). Здесь хорошо выражено в процентах относительное количество кашалота к прочим убитым видам (в так называемом „проценте добычи“) и оттенены основные районы охоты.

Из таблицы можно наметить крайние пункты промысла кашалотов в северных и южных широтах (речь идет лишь о самцах).

В Антарктике их добывают довольно редко: у Ю. Георгии (54° 30′ ю. ш.) за 17 лет убито 248, а у Ю. Шотландии (62° 30′ ю. ш.) за 15 лет — 128. Процент добычи этого вида по сравнению с другими здесь очень низок: в первом районе 0,3%, во втором — 0,23%, а у Ю. Оркнеи — 0,09%. В море Росса кашалот, повидимому, не заходит (по крайней мере за последнее время о нем нет указаний ни у одной экспедиции). Раковица (1903) сомневается в том, чтобы Cormick мог встретить его на 78° ю. ш., и скептически относится к возможности его пребывания у кромки льдов.

Таблица 8. Мировая добыча кашалота

Область	Место	Год добычи	Число кашалотов	Общее число убитых китов всех видов	% добычи кашалотов к общему убою китов
Антарктика	Южная Георгия (S = 54° 30′, ю. ш.)	1909/10	4	3 516	0,1
		1910/11	—	6 529	0
		1911/12	4	6 535	0,06
		1912/13	9	4 850	0,2
		1913/14	21	3 349	0,7
		1914/15	1	5 097	0,02
		1915/16	1	7 361	0,01
		1916/17	35	4 471	0,8
		1917/18x[1]	37	3 196	1,2
		1919/20x	3	1 230	0,24
		1920/21x	15	1 566	1
		1921/22x	0	1 713	0
		1922/23x	16	3 173	0,5
		1923/24	46	3 673	1,25
		1924/25	24	5 818	0,4
		1925/26	15	7 819	0,2
		1926/27	17	5 204	0,3
	Всего . . .	за 17 лет	248	75 100	0,3
	Южно-Шотландские острова S = 62° 30, ю. ш.	1911/12	17	4 813	0,4
		1912/13	3	5 044	0,06
		1913/14	3	5 259	0,06
		1914/15	2	4 133	0,05
		1915/16	6	4 431	0,13
		1916/17	6	2 003	0
		1917/18	13	1 114	1,1
		1919/20x	2	2 198	0,09
		1920/21x	—	4 197	0
		1921/22	—	3 628	0
		1922/23	4	2 989	0,14
		1923/24x	15	2 566	0,6
		1924/25x	33	2 834	1,16
		1925/26x	24	3 318	0,72
		1926/27	—	4 838	—
	Всего . . .	за 15 лет	128	53 365	0,23
	Южно-Оркнейские острова S = 61° ю. ш.	1923/24	—	295	0
		1924/25	—	507	0
		1925/26	1	623	0,16
		1926/27	—	589	0
	Всего . . .	за 4 года	1	1 014	0,09
	Море Росса	1925/26	0	786	0
Южная Африка	Капская колония (Южная Африка) S = 35° ю. ш.	1923	30	1 312	2,3
		1924	34	1 546	2,2
		1925	60	1 579	3,8
	Всего . . .	за 3 года	124	4 437	2,8

[1] Годы с отмеченным крестиком обозначают, что цифры взяты не для общего промысла в данном районе, а только для норвежского, который здесь обычно составляет больше половины такового других наций.

Продолжение таблицы 8

Область	Место	Год добычи	Число кашалотов	Общее число убитых китов всех видов	% добычи кашалотов к общему убою китов
Южная Африка	Наталь S = 30° ю. ш. (Южная Африка)	1923	73	783	9,3
		1924	256	1 023	25
		1925	511	1 284	42
		1926	466	1 238	37,6
		1927	408	1 089	37,8
	Всего . . .	за 5 лет	1 714	5 417	31,6
Западная Африка	Whalfish Bay S = 23° ю. ш.	1926	9	375	2,4
	Ангола S = 5—15° ю. ш.	1924	17	430	3
		1925	27	288	9
	Всего . . .	за 2 года	44	718	6,27
Тихий океан Южного полушар.	Франц. Конго S = 5° ю. ш.	1926	35	402	8,7
	Чили S = 20—42° ю. ш.	1925/26	75	429	17,5
	Перу S — 4—16° ю. ш.	1925/26	5	698	0,7
	Эквадор S = 0—2° ю. ш.	1926	0	371	0
Тихий океан Северного полушария	Мексика и Н/Калифорния S = 20—34° с. ш.	1926	3	816	0,37
	Тихоокеанское побережье Северной Америки	1919—1929	1 217	15 998	7,8
	Камчатка S = 51—62° с. ш.	1926	41	283	14,4
		1933	57	199	28,5
		1934	74	337	21,9
		1935	95	487	19,5
	Всего . . .	за 4 года	267	1 306	20,4
	Япония и Корея S = 30—45° с. ш.	1923	364	1 449	25
		1925	364	1 281	28,4
		1926	737	1 965	37,5
		1927	457	1 546	29,6
		1928	617	1 450	42,5
		1929	606	1 475	40,9
		1930	753	1 711	44,0
	Всего . . .	за 7 лет	3 898	10 877	35,8
	Гренада S = 11° с. ш.	1926	0	72	0
Атлантический океан Северного полушария	Гибралтарский пролив S = 35° с. ш.	1926	57	330	14,2
	Северная Испания S = 44° с. ш.	1925	30	483	6,2
		1926	3	625	0,48
	Португалия S = 36—44° с. ш.	1926	47	278	17,0
	Шотландские острова S = 60° с. ш.	1926	0	269	0
	Гебриды S = 58° с. ш.	1927	11	184	13,0
		1908—1914	42	?	?
	Дания	1926	2	129	1,5
	Норвегия, западный берег S = 62° с. ш.	1926	2	574	0,35
	Шпицберген около 80° с. ш.	1927	0	51	0

Если в Антарктике он очень редок, то в Арктике со стороны Тихого океана (Чукотское море, Берингов пролив) совершенно отсутствует, а в Европейской Арктике известен у Мурманского побережья (в струях Гольфштрема) (в старых журнальных статьях он упоминается довольно часто). Правда, Ф. Плеске (1887) полагает, что большинство из этих указаний относится к Hyperooden diodon. За последнее десятилетие известны случаи убоя кашалота в ничтожном количестве в районе восточного берега Исландии (на широте 65°) близ Мофиорда, в области Гебридских островов и еще меньше у побережья Норвегии. В западной части Баренцова и в Карском морях, где теплые течения сильно ослаблены или отсутствуют, этот вид не встречается.

Eschricht (1849) указывает, что по западному побережью Гренландии кашалот является редким исключением, так как из многочисленных поездок его удалось встретить здесь только один раз и то по мнению очевидцев это был зверь раненый или загнанный человеком.

Ван Бенеден (1888) указывает случайную встречу этого вида в сентябре 1865 г. за полярным кругом между островом Ян Майен и восточной Гренландией.

По Bolau (1895) в южных частях Атлантического и Тихого океанов спермовый кит встречается чаще, чем в северных вследствие наличия обширных водных пространств в Южном полушарии. В Северном же полушарии он гораздо более част в Тихом океане, чем в Атлантическом (особенно у побережья Японии).

В настоящее время можно назвать три основных области скопления кашалотов, где существует на них, и это вполне понятно, самый высокий процент добычи.

I. область — Япония (скопление было открыто лишь в 1820 г). По выражению Квайя-Какуя (1928) кашалотов „от мыса Кинкансан до Курильской гряды обитает больше всего в мире". Куракам (1930) сообщает: „Особенно много их в открытом море против мыса Кинкансан (губерния Мияги), где в прежнее время они добывались в большом количестве англо-американскими китобойными судами. Следующими по многочисленности районами являются Немуро (из о. Хоккайдо), Курильские острова и открытое море против Кии (район Киусю)". Наибольший процент добычи этого кита в Японии (табл. 8) за 7 лет промысла достигал 44, а средний — 35,8. Интересно отметить, что боттленос имеет с кашалотом и здесь одинаковое географическое распространение (сходство пищи) и так же ловится в основном в районе Мияги, Ава и Изу. Известно, что у Японии существуют величайшие в мире промысла на Cephalopoda и это, кажется, не случайно совпадает с концентрацией кашалотов именно в этой области (связь с пищей). Многое объясняет нам в этом вопросе омывающее Японию теплое течение Куро-Сиво: оно создает благоприятные условия для головоногих.

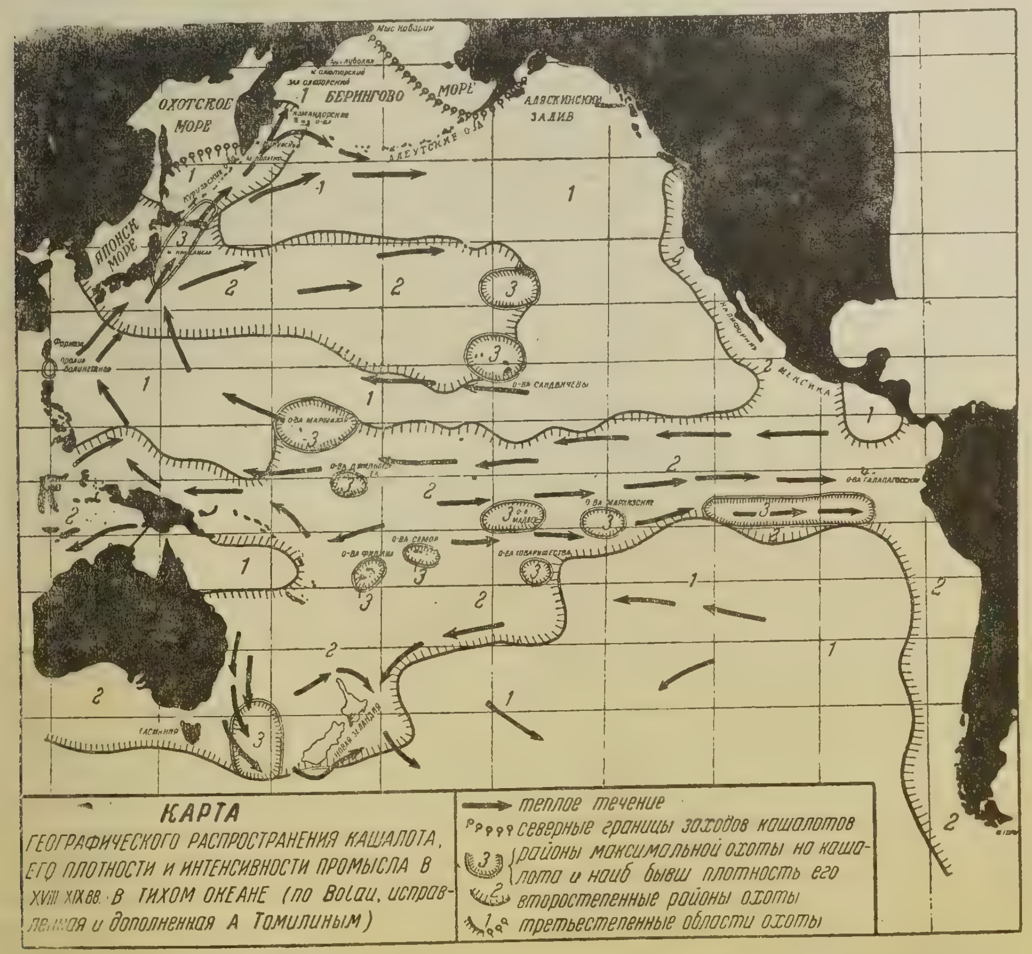
II. область лежит в пространстве между побережьями Австралии и Новой Зеландии, где протекает теплое Восточно-Австралийское течение (к сожалению, нет цифровых данных).

III. область скопления — Южная Африка (область Наталь). Максимальный процент добычи у Наталь за 5 лет промысла достигал 42, а средний — 31,6. Бросается в глаза низкий улов кашалота в Капской колонии (процент добычи 2,8) по сравнению с рядом лежащим районом Наталь с процентом добычи, равным 31,6. Интересно, что общая численность улова китов в обоих названных районах за указанный в таблице период почти одинакова: 4 437 и 5 417 китов. В Капской колонии основными видами являются финвал, блювал,

и сейвал (лишь единицами убиваются горбачи и кашалоты). У Наталь, наоборот, основную массу добычи составляет кашалот, иногда лишь уступая первенство финвалу. Гармер (1928) объясняет такое резкое различие двух районов, несмотря на географическую близость, тем, что Наталь лежит в теплых водах Индийского океана (Мозамбикское течение), а Капская колония омывается холодным Бенгуальским течением.

Нечто подобное имеется и у Южной части Курильской гряды к западу и к востоку от острова Итуруп (см. IV главу).

Ван Бенеден (1888) пишет (стр. 26): „Встречаются кашалоты не только в открытых океанах, но часто посещают и внутренние моря, как, например, Балтийское. Правда, до сих пор еще не наблюдали, чтобы они проникали в Черное море“.



В Средиземное море они проникают через Гибралтарский пролив и нередко заходят в Адриатическое море. Poushet et Beauregard (1892) указывают, что один кашалот обмелел во время отлива в 1847 г. около Анкона (на коже его обнаружены Penella). Другой случай сообщает Беддард (1900): „13 марта 1784 г. около гавани Андриен было выброшено на берег стадо из 32 кашалотов, большую часть которых составляли самки“.

Интересные сведения получены мной от немца-гарпунера К. Крауля. В 1912/13 г. у Патагонии на 42—50° ю. ш. он встретил колоссальный косяк кашалотов (самый большой из виденных им за свою жизнь) ориентировочно 3—4 тысячи голов, причем в стаде отмечались оба пола и молодняк.

В конце статьи приложена карта распространения кашалота в Тихом океане, составленная в 1895 г. H. Bolau на материалах, убоя китов в первой половине XIX в. (дополнена мной более поздними данными).

Районы, очерченные двойной линией с проставленной цифрой 3, изображают наибольшую концентрацию этого вида и лучшие места охоты в XVIII—XIX вв.; ограниченные одной линией с цифрой 3, указывают второстепенные, менее важные места охоты и, наконец, области случайной добычи и встречи с этим видом очерчены пунктирной линией с цифрой 1. Северная граница распространения (в Тихом океане проходит много севернее, чем указывал Bolau) отмечена пунктиром из буквы „Т“. По карте видно, что важнейшие места промысла заключены в зоне теплых течений тропиков и субтропиков в окружении островов: Сандвичевых, Самоа, Фиджиа, Джильберта, Товарищества, а также в окружении пролива Болингтанга (к югу от острова Формозы). Однако все они с большим прошлым значением, в настоящее время функционируют значительно слабее таких мест, как Япония, Южная Африка и Восточная Австралия. В XVII—XIX вв. основная масса добычи в Тихом океане располагалась в тропической полосе от 10° ю. ш. до 10° с. ш. и в долготе 90—120° з. д. и 150—160° з. д. (в районах вышеназванных островов), а в Атлантике между 40° северной и южной широты.

На Американской стороне Тихого океана кашалотов ловили у побережья Орегони, Верхней и Нижней Калифорнии. У Южной Америки убой производился от ее северных частей до Перу. У мыса Горн и южнее это случалось очень редко и в ничтожных количествах.

IX. ОХОТА НА КАШАЛОТА И ЕГО ПОВЕДЕНИЕ

В данной главе мы имеем в виду охоту с китобойных судов норвежского типа. Каждый китобоец снабжен гарпунной пушкой, установленной на носу и имеет ряд прекрасных мореходных качеств: мощную машину (800 лошадиных сил на 200 тонн водоизмещения), большую скорость (до 12—14 миль в час) и легкую управляемость (рис. 2).

В процессе охоты нам часто приходилось сталкиваться с пасущимися китами, которые, ныряя вглубь, показывали из воды хвостовые лопасти (в Кроноцком заливе и в районе острова Беринга). У Командор с китобойца „Энтузиаст“ 16 июля я наблюдал, как один кашалот стоял перпендикулярно к поверхности воды („столбом“), высунув почти две трети головы в воздух, и так держался секунд 15 — 20. Спустя несколько дней в этом же районе другой „стоял“ вертикально вниз головой, выставив хвостовые лопасти из воды, и пребывал в таком положении две минуты. Подобное поведение отмечают так же Беддард (1900) и Скаммон (1869). Ряд фактов обмеления на кошках и отмелях доказывает, что эти киты иногда очень близко подходят к берегам. В статье „Некоторые особенности в поведении китов“ мной описано несколько таких случаев, из которых наиболее характерные следующие: осенью 1928 г. один кашалот обмелел у устья Жупановского лимана (Кроноцкий залив); в декабре 1723 г. сразу 17 штук было „выброшено“ на берег устья Эльбы; в конце февраля 1911 г. на пляже острова Пертинакс (Тасмания) обмелело 36 самцов и 1 самка. Остальные случаи группового обмеления (по Беддарду и Бенедену) мной уже упоминались.

Беддард и Скаммон отмечают, что кашалоты нередко выбрасываются целиком из воды и падают на бок, иногда производя по нескольку прыжков подряд (Aflalo наблюдал по 3—4 прыжка).

Охота на кашалота справедливо считается более легкой, чем на других китов. Это объясняется: 1) его небольшой скоростью (мало-

обтекаемость формы тела), достигающей максимума до 7 (а у раненых до 10) миль в час, что позволяет китобойцу легко настигать этого зверя; 2) его долгим пребыванием на поверхности воды (до 15 минут), что дает возможность ориентироваться и правильно подходить к киту. Кстати, последним обстоятельством мы объясняем „равнодушие" к окружающему, присущее в той или иной мере всем крупным китам, и вызванное тем, что их кровь должна освободиться от углекислоты за время их пребывания на поверхности воды. Но так как у остальных видов это происходит быстро, они кажутся более осторожными, чем кашалот, которому необходим для очищения легких бо̀льший срок. После испуга и при преследовании последний обычно не меняет



Рис. 2. Китобойное судно с добычей

курса в течение нескольких (до 5—7) часов в противоположность серому киту и горбачу. По нашим наблюдениям охотиться за напуганными кашалотами не труднее, чем за пасущимися. В таких случаях китобоец преследует стадо большей частью прямолинейно (разумеется, не математически, а с точностью до румба) и, оставляя убитых „на плаву" [1], сам продолжает охоту за уходящей группой. В нашей

[1] „На плаву" оставляют китов тогда, когда в окружении имеются другие объекты охоты. Чтобы не терять времени на швартовку, в убитых втыкают флажок с номером китобойца, а сами продолжают охоту. Если кит тонет, то его для пловучести накачивают воздухом с помощью компрессора. Кашалоты не тонут и потому воздухом не накачиваются. Правда, у нас было два исключения, когда пронизанные насквозь тремя-четырьмя гарпунами, погружались на дно: они теряли свою пловучесть вследствие выхода воздуха из легких и других полостей тела через раны.

практике случалось одному китобойцу убивать по 6 зверей за один выход (этим достигался предел буксирующих способностей китобойного судна, у которого имеется всего 6 клюзов — приспособлений для ошвартовки убитых — по три с каждого борта). 17 июня китобоец „Авангард“ обнаружил стадо в 18 голов. Убив из него 6 кашалотов, он вызвал по радио к себе на помощь другое судно „Трудфронт“; последний в свою очередь из этой же группы добыл еще 5 животных. Таким образом, из 18 ушли только 7 и то вследствие наступления сумерок.

Подойдя к животному на 10—30 м, гарпунер, стоящий у пушки, производит выстрел, стараясь попасть в среднюю часть кита. Наиболее удобным для этого считается положение, когда кит находится впереди и перпендикулярно к судну (меньшая возможность рикошета). Чаще всего кашалотов мы убивали с двух, реже с одного или с трех выстрелов и лишь всего два раза (1933 и 1934 гг.) пришлось потратить на одного 5 гарпунов.

В противоположность полосатику раненый кашалот в первый момент после выстрела обычно бросается от судна по поверхности воды, предварительно замирая на секунду, а затем уже ныряет вглубь (иногда ныряет и сразу). Не исключена возможность, что в первый момент загарпуненный может наскочить на судно, производя впечатление нападения или защиты. В действительности же это происходит чисто случайно, может быть из-за плохого зрения и из-за сильной боли, от которой зверь совершенно теряется. В течение 1934 г. раненые несколько раз налетали на борт китобойцев и производили такие толчки, которые серьезно пугали машинную команду. В отчете за 1933 г. (Зенкович) описан случай, когда один кашалот был оглушен гранатой, взорвавшейся около его головы. Очнувшись, он пытался уйти, но дорогу ему преграждал медленно плывущий китобоец; тогда, ударившись мордой 3—4 раза о судно, он, не изменяя курса, пошел тем же направлением, когда судно „освободило“ ему путь. Впоследствии зверь был добит другими выстрелами.

Раненый кашалот бывает более опасен в первый момент, так как может наскочить и даже повредить судно. Загарпуненный в хвостовую часть (легкая рана) он сильно бьется хвостом и ластами о воду, крутится (перекатывается) по своей оси, наматывая на себя линь и иногда буксирует китобоец со скоростью двух-трех миль в час даже при обратном малом ходе машины. У нас было 5 случаев, когда раненый, бросаясь от судна, обрывал линь или ломал гарпун. Тем не менее таких кашалотов почти всегда удавалось легко настигать и добивать. Полосатики же, в подобных случаях, имея большую скорость (до 18 миль), неоднократно уходили совсем. Если чувствуется, что загарпуненный кит достаточно слаб, то его „вирают“ к носу китобойца и добивают ручным способом без выстрела — пикой или компрессором.

В процессе охоты мы три раза сталкивались со следующим интересным явлением: обнаруживали пасущийся косяк, разбросанный на пары и одиночки в пространстве диаметром 1—2 мили. После первых же выстрелов по кому-либо из животных остальные быстро сходились под водой в тесную группу и уже все вместе начинали уходить от преследующего судна. Так, например, 3 июня после ранения одного остальные 6—7 кашалотов, находившиеся довольно далеко друг от друга, сошлись вместе и при последующих выстрелах разбились на две группы. Другой случай (см. выше) был 1 июля: косяк в 18 голов, разбросанный в диаметре не менее чем на две мили (Кроноцкий залив), так же быстро сошелся в общую группу

(из нее убито 11 зверей). Примерно так же поступил и косяк самок (5 июля). Кроме того, на китобойцах нередко наблюдали, как при преследовании одного кашалота внезапно их оказывалось двое, потом трое и т. д. Все это доказывает, что с помощью органов чувств, главным образом слуха (вода служит хорошим проводником звука), киты могут находить друг друга на значительном расстоянии (до 2 км).

Приведем из паспортов несколько выдержек, характеризующих поведение кашалота после первого выстрела.

1. **Кит № 11.** После выстрела зверь нырнул, судя по вытравленному линю, на глубину 100 саженей, после второго сильно рвался, иногда становился вертикально. Убит с третьего выстрела.

2. **№ 30.** Раненый глубоко нырял, переворачивался на поверхности несколько раз на живот, бился о воду, крутился по оси своего тела и становился иногда вертикально. Через час умер.

3. **№ 39.** „Оборвал линь, сломал гарпун и помчался на Nd, давая кровяные фонтаны. Вторым выстрелом убит наповал".

4. **№ 41.** Бросился под судно и нанес сильный удар в днище. Убит третьим гарпуном.

5. **№ 61.** Сначала бросился на китобоец, но не дойдя до последнего повернул обратно и, уходя следом за группой из трех кашалотов, буксировал судно. Находился все время наверху. Убит вторым гарпуном.

6. **№ 65.** Сильно бился и ворочался во все стороны, стремясь уйти от судна. Убит с трех выстрелов.

7. **№ 75.** В агонии бился о поверхность воды и переворачивался вокруг себя. Фонтанов не давал. Через 25 минут умер.

8. **№ 131.** Бросился на судно и ударился о него два раза: один раз о днище, другой — о борт. Толчки очень сильные. Убит вторым выстрелом.

9. **№ 324.** После выстрела метался в разные стороны по поверхности, давая фонтаны. Умер спустя 55 минут после второго выстрела.

Очень часто раненые киты дают кровяные фонтаны (особенно в случаях тяжелых ранений). Если ранение слабое и кит находится в полной силе, то он легко и долго, иногда на большие расстояния, буксирует судно и дает обычные фонтаны.

Лучшей погодой для охоты на кашалотов гарпунеры считают штиль и маловетрие (разумеется, с хорошей видимостью горизонта). Для промысла полосатиков лучшими условиями является незначительный ветер (1—3 балла), заглушающий шум судна, так как их реагирование на окружающее происходит гораздо острее, чем у кашалотов.

В заключение привожу свои данные о п р о ц е н т е у б о я. Так, я называю относительное число убитых из 100 свободно встреченных индивидов одного вида в данном районе промысла. В отличие от этого под процентом добычи понимаю количество особей одного вида в числе 100 убитых китов (без подразделения на виды).

На основе материала из дневников регистрации в таблице № 5 дается процент убоя кашалота по районам охоты и по каждому китобойцу в отдельности. Здесь мы видим, что он зависит: 1) от искусства гарпунеров (у „Авангарда" процент 45,6, у „Энтузиаста" процент — лишь 28,8); 2) от изобилия кашалотов в данном районе. Там, где их мало, внимание и настойчивость преследователей сосредоточены на одних объектах и поэтому даже незначительное количество убитых из-за малочисленности встреч дают высокий процент убоя. Наоборот, в местах изобилия, где количество животных на много превышает охотничьи способности китобойца обслужить стадо, процент убоя будет низким даже при значительном числе убитых, так как это число распределяется на огромное количество встреч. Отсюда понятна и зависимость от времени: меньше процент должен быть тогда, когда кашалотов больше всего (летом). Наоборот, весной и осенью он будет больше, так как встречи с животным становятся более редкими. И действительно, у Командор он оказался наиболее

низким — 21,3% (см. табл. 5), тогда как в Кроноцком заливе за период с 12.V по 11.VII достигал 44%, а в октябре — 70% (зависимость от места и времени). Средний процент убоя за весь сезон 1934 г. как общий результат всех судов флотилии „Алеут“ указан в табл. 9. У кашалота он равен 38,5%, у финвала и горбача 10,6 и 9,7% (почти одинаковы) и у серого — 4,8% (для боттленоса процент не выведен потому, что за ним не было специальной охоты). Последние цифры имеют интерес для каждого вида в отдельности как показатели степени его истребления во время охоты с китобойных судов норвежского типа. Ценность этих цифр при сравнении друг с другом несколько снижается тем, что имеется различие в условиях охоты на каждого кита. Дело в том, что гарпунер охотится за тем или иным зверем неодинаково настойчиво в зависимости от оплаты за



Рис. 3. Разделка кашалота на базе «Алеут»

убитый им вид. Но, несмотря на это, процент убоя у трех видов (табл. 9) настолько резко различен, что невольно приходится ставить на первое место кашалота, а на последнее — серого кита.

Таблица 9. Процент убоя (интенсивность истребления разных видов) в Камчатском и Чукотском морях 1934 г.

Название вида	Общее число зарегистрированных индивидов за целый сезон	Общее число убитых	% убоя (средний)
Финвал	1 411	150	10,6
Серый кит	1 112	54	4,8
Горбач	540	51	9,7
Кашалот	192	74	38,5
Боттленос	460	6	—

Гарпунеры хорошо знают, что за кашалотом охотиться много легче, чем за финвалом и горбачом и что последних в свою очередь

добывать гораздо легче, чем серого кита в Полярном море, где он круто и часто меняет свои направления под водой.

Таким образом, первый столбец табл. 9 показывает относительный количественный состав видов (с абсолютным преобладанием финвала); второй при сравнении с первым говорит о степени уничтожения того или иного вида при данных условиях охоты, времени и места; наконец, третий приближенно указывает различную легкость добычи разных китов. Ясно, что чем больше убивают их из всего встреченного количества, тем больше шансов истребить этот вид.

Интенсивность промысла последнего (а значит и процент убоя) зависит от количества (запасов), от легкости охоты (при имеющихся технических средствах) и от сравнительной экономической ценности зверя относительно других видов. Именно поэтому гренландский кит был почти совершенно истреблен интенсивным промыслом в какое-нибудь одно столетие.

Убитый кашалот доставляется на базу (китобойную матку), где и разделывается (рис. 3).

Нужно отметить, что пролежавший за бортом свыше суток кит дает жир худшего качества (2-го или 3-го сорта). Разделка такого кашалота при первом же боковом разрезе сопровождается сильным взрывом. Получается грохот как при выстреле из пушки, а из места разрыва начинает бить вверх мощный фонтан из крови, экскрементов и газов. При этом взлетают вверх обрывки кишок и других внутренностей весом по нескольку пудов и летят на другой конец палубы. Причина взрыва заключается в накоплении газов (продуктов разложения), образующихся особенно интенсивно при высокой температуре и под действием солнечных лучей. Газы с силой распирают полости животного и при получении малейшей щели для выхода наружу с сильным звуком разрывают тушу кита. Они же, между прочим, поднимают утонувших китов через несколько дней на поверхность воды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bartsch P., Pirates of the Deep-Stories of the Squid and Octopus., Ann. Report Smithsonian Jnstitution, Washington,— 1916.—2. Beddard F. E, A Book of Whales, New York, 1900.—3. Beale Th., The natural history of the sperm whale, London, van Woorst. 1839.—4. Beneden P. J. van, Les Ziphoïdes mers d'Europe. Mémoirs couronnés et autres mémoires, Octobre, Bruxelles, 1888.—5. Bolau H., Die geographische Verbreitung der wichtigsten Wale des Stillen Ozeans, Abhandlungen aus dem Gebiete der Wissenschaft, Hamburg, 1895.—6. Васильев М., Наш Восток и его промысла. Морской сборник, № 5, май 1891.—7. Eschricht D. F., Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Nordischen Walthiere (Leipzig, Voss, Bd. 1), 1849.—8. Flower W. H., Recent memoires on the Cetacea, London, 1866.—9. Gregory W. and Raven H., The spermaceti organ and nosal pessages of the sperm Whale, Amer. Mus. Nov. NewYork, 677, 1933.—10. Guldberg G. A., Ueber die Körpertemperatur der Cetaceen. Nit Magazin for Naturvidens, Band 38, Christiania, 1900.—11. Harmer S. F., The history of Whaling, Proceed. of the Linnean Society of London, 1928.—12. Harmer S. F., Appendix к статье Wheeler, (см. Proc Zool. Soc., London, June, pp. 409—410, 1933.—13. Heape W., Emigration, Migration and Nomadische, Cambridge, 1931.—14. Hilzheimer M., Die Wanderungen der Säugetiere, Ergebnisse der Biologie, 5 Band, Berlin, 1929.—15. Hjort J., Whales and Whaling, Hvalradets Skrifter, № 7, Oslo, 1933.—16. Зенкович Б. А., Хищническое истребление мирового стада китов „Природа“ № 4, 1935.—17. Зенкович. Б А., Отчет о научной работе на кито-базе „Алеут“, Рукопись в ТИРХЕ, 1933.—18. Зенкович Б. А., Некоторые наблюдения над китами Дальнего Востока, Доклад Академии наук СССР, том 11, № 6, 1934.—19. Квайя-Какуя, 1928 г. и Кураками, 1930 г., Глава „Водные животные и растения Японии“. Хакодате. Перевод с японского. Рукопись имеется в Мосрыбвтузе,— 20. Kellog R., What is known of the migrations of some of the Whalebone Whales. Annual Report of the Board of the Smithsonian Institutton, Washington, 1928.—21. „Китобойная“ индустрия, киты, дельфины, моржи, тюлени, 1930. Сборник статей и речей по охране

китов под редакцией Слюнина. Рукопись в Главрыбе.—22. Kückenthal W., nter-suchungen an Walen, Jenaische Zeitschrift fur Naturwissenschaft, Jena, 1914.—23. Ommaney F. D., Do Whales descend to great Depths? Nature, 135, 1935.—24. Peelle M. L., Whaling in Northeastern, Japanese waters, Science, June 24, vol. 75, 1932.—25. Peters N., Ueber eine Darstellung des Pottwales, Zoologis cher Anzeiger, Band 87, pp. 312—314, 1930.—26. Pouchet et Beauregard, Recherches sur le Cachalot. Nouvelles archives du Museum d'Histoire Naturelle, Paris, 1892.—27. Racovitza E. G., Cetacès. Rèsultats du voyage du S. J. Belgica en 1897—99, 1903.—28. Rèsting S., Whale and Whale foetuses. Rapports procès verbaux der Reunions, volume I, Copenhagen, 1928.—29. Scammon C. M., On the cetaceans of the Western Coast of North America., Proc. Acad. Nat. Sciences, Philadelphia, 1869.—30. Томилин А. Г., Киты Дальнего Востока, Ученые записки Московского университета, 1935.—31. Томилин А. Г., Некоторые особенности в поведении китов (Моск. о-во испытателей природы, 1936 г.), 1936.—32. Томилин А. Г., Киты и китобойный промысел в СССР, Сов. Арктика, № 5, 1935 33. Томилин А. Г., Материнский инстинкт и половая привязанность у китов. Бюлл. Моск. о-ва. испытателей природы, № 7—8, 1935.—34. Томилин А. Г., Охота на китов, их разделка и обработка, Рыбное хозяйство СССР, № 6, 1936.—35. Томилин А. Г.,— Биология и промысел китов (рукопись). 1936.—36. Томилин А. Г., Амбра и ее происхождение. Природа, № 5 1936.—37. Томилин А. Г., Некоторые данные о дальневосточных китах. Бюллетень Института зоологии МГУ. 1936. — 38. Томилин А. Г., К вопросу об упитанности китов (рукопись). 1936.—39. Томилин А. Г., К вопросу о сне и нырянии китов (рукопись), 1936.—40. Томилин А. Г., Путевые. заметки из поездки на Командорские острова, Бюллетень НИИЗ МГУ. 1936.—41. Wheeler J. F. G., Notes au a young Sperm Whale from the Bermuda islands, Proc. Zool. Soc. London. June, pp. 407—409, 1933.

DER POTTWAL DES KAMTSCHATKA-MEERES

von A. G. Tomilin

Žoologisches Institut an der Moskauer Staats-Universität

Zusammenfassung

Der Pottwal Physeter macrocephalus ist polygam. Der geschlechtige Dimorphismus ist bei ihm sehr gut ausgeprägt (besser als bei den übrigen Walen); die Männchen übertreffen die Weibchen um 1/3 — 1/2 ihrer Körpergrösse.

Seine Verbreitung stimmt in der Hauptsache mit der Verbreitungszone der warmen Strömungen überein.

In der Regel kommen im Kamtschatka-Meer nur Männchen vor und, zwar von jungen, selbständigen bis zu alten Invaliden.

Die Hauptmasse besteht aus erwachsenen und geschlechtreifen Individuen von 14—16 m. länge.

Die Pottwale wandern nach Norden längs der Kette der Kurilen aus den Japanischen Gewässern und zwar im Mai — Juni und ziehen wieder südwärts im September — Oktober (im Oktober wurden im Laufe der drei Jahre unseres Walfanges von 1933 bis 1935 die letzten Exemplare bemerkt).

Weibchen werden hier nur als Ausnahmen beim Zusammentreffen einer Reihe günstiger Bedingungen (wie z. B. optimale hydrometeorologische und Futterbedingungen) angetroffen. Unter den 326 im Laufe unserer dreijährigen Jagd erlegten Pottwallen waren nur drei Weibchen.

Im Stillen Ozean wird der Pottwal bis zum mittleren Teil des Beringmeeres angetroffen, jedocht nicht nördlicher als das Cap Navarin (62° 30″ nördl. Br.).

Das ist offenbar mit der Verflachung der nördlichen Teiles des Beringmeeres und der damit verbundenen wesentlichen Veränderung des Lebensbedingungen der Cephalopoden der Hauptnahrung des Pottwals (Temperatur, Strömmungen usw) verknüpft.

Das Kamtschatka-Meer ist genügend reich an Cephalopoden und Rochen und kann daher als guter Weideplatz dienen, wo die Herden der Pottwale sich in der Sommerperiode ernähren (Mai bis Oktober). In dieser Zeit sammeln sich die Tiere meist in Futterherden von 3—6 Stück und nomadisieren zwischen den Küsten von Kamtschatka, der Kommandeur-Insel und der Oljutora-Bucht.

Das Gebiet der Kommandeur-Insel dient als hauptsächlichster Sommerweiderplatz des Pottwals im Kamtschatka-Meer im Juli, August und teilweise September.

Die Fortpflanzung ist nicht auf eine bestimmte Jahreszeit beschränkt und findet in den warmen und gemässigten Zonen zwischen dem 40° nördl. Br. u. 40° südl. Br. statt, wo sich die Hauptmasse der Wale aufhalt. Konzentration der Pottwale, die mit den warmen Strömungen übereinstimmt: 1) das Gebiet von Japan mit der Kette der Kurilen (Strömung Kurro-Sivo), 2) die östlichen Gewässer von Australien (ostaustralische Strömung) und 3) das sud-östliche Gebiet von Afrika (Natal-Strömung von Mozambique)".

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 3

ФАУНА МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ[1].

С. У. Строганов

Из Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета

III. Отряд. CARNIVORA—ХИЩНЫЕ[2]

21. Ursus arctus subsp.—бурый медведь

Для северной половины обследованной местности медведь не является редким зверем.

22. Canis lupus subsp.—волк

Для нашего края волк обыкновенен.

23. Vulpes vulpes subsp.—средне-русская лисица

Исследовано 2 экземпляра

В моей коллекции имеются два черепа лисицы. Размеры их таковы: общая длина 142—148,7 мм, кондило—базальная длина 134,6—141,9 мм, ширина межглазничного промежутка 26,5—27,2 мм, высота в области bullae osseae 50,2—20,4 мм, длина верхнего ряда зубов 75,0—76,8 мм.

В районе Валдайской возвышенности лисица широко распространена повсеместно. Типичными стациями лисицы в обследованном районе являются пустоши и места, где небольшие поля чередуются с островами смешанного мелколесья и кустарниковыми зарослями.

24. Meles meles subsp.—барсук

Барсук спорадически распространен в нашем крае, где его следует считать довольно обыкновенным видом. Места обитания его в этих районах приурочены к песчаным холмам, покрытым лесом. Такие холмы барсук за годы свего пребывания изрывает норами вдоль и поперек.

Мной осмотрено несколько десятков барсучьих нор, так называемых барсучников, и все они, расположенные преимущественно на песчаных холмах, неизменно примыкали к болоту или вообще заболо-

[1] Продолжение. См. Зоологический журнал, т. XIII, в., 4, 1934 г. и т. XV, в. 1 1936 г.

[2] Более подробные данные о распространении хищных опубликованы мною в статье «Заметки по фауне промысловых млекопитающих северо-восточной части Западной области» Ученые записки МГУ, в. II, 1934 г.

ченным или сырым участкам леса. Часто они располагались близко одни от других—на расстоянии 2—3 км. Необходимо указать на сильную привязанность барсука к норе. В одном из барсучников, в Осташковском районе, я насчитал 22 больших ямы, вырытые в разные годы охотниками на барсуков. Многие входы в нору были забиты бревнами, а некоторые имели следы костра. Тем не менее барсук не покидал своего холма, а в конце мая и в начале июня тщательно вычистил свои норы, выбросил из них лишнюю землю и привел в порядок входы.

25. Lutra lutra lutra L. (1758) — выдра

Выдра, населяющая наш край, по С. И. Огневу (l. c., 1931) относится к типичному подвиду.

У нас выдра редкий исчезающий вид.

Возможно, что на распространение и количество выдры влияют работы по сплаву леса на реках. Так, старожилы отмечают, что с реки Жукопы, в связи с усилившимся сплавом леса, выдры перешли в ее приток—лесную речку Ветожетку. За последние 5 лет было добыто в бывшем Осташковском уезде 6 выдр.

26. Martes martes ruthena Ognev (1926) — русская лесная куница

Исследовано 3 экземпляра

В моей коллекции имеется только три черепа куницы. Исследование определенно показало, что наша куница принадлежит к форме Martes martes ruthena Ogn., описанной из бывшего Дмитровского уезда Московской губ. Об этом свидетельствуют размеры черепа: кондилобазальная длина его равна 82,8—83,9 мм, скуловая ширина 44,4—48,3 мм т. е. соответствуют размерам, приводимым С. И. Огневым (I. c., 1931) для средне-русского подвида.

Материала для исследования меха куницы у меня не было. Местные промысловики и скупщики пушнины различают три цветные формы куницы: „чащевку"—самая темная черно-бурая форма „ольховку"—темножелтоватую и „березовку"—наиболее светлую из перечисленных. Все три указанные формы куницы держатся в одних и тех же стациях.

В пределах северной половины нашего края куница обыкновенна. Распространена она большей частью в глухих пространствах старого и средневозрастного хвойного леса Пеновского и Каменского районов и в меньшей степени в Селижаровском и Осташковском районах.

27. Lutreola lutreola subsp. — норка

Исследован 1 экземпляр

Размеры единственного черепа норки моей коллекции таковы: общая длина 61,1 мм, кондило-базальная длина 60 мм, ширина скул 33,6 мм, длина верхнего ряда зубов 18,1 мм.

В большем или меньшем количестве норка распространена по всему нашему краю.

28. Mustela nivalis subsp. — ласка

Исследовано 5 экземпляров в возрасте subadultus

Ласка встречается всюду, за исключением сфагновых болот. Нередко ласка попадает в капканчики, расставляемые промышленниками на крота в его ходах.

29. Mustela erminea aestiva Kerr (1792) — горностай средне-русский

Исследовано 2 экземпляра

Горностай является обыкновенным зверем Валдайской возвышенности и распространен повсеместно. Встречаются горностаи преимущественно по поймам рек и речек, а также по низинам близ озер.

30. Putorius putorius putorius L. (1758) — черный хорь

Исследовано 6 экземпляров

Исследование небольшой серии черепов и шкурок обыкновенного хорька показало, что наш хорь ничем существенным не отличается от среднерусского черного хорька. Размеры черепа таковы: общая длина 61,3—64,2 мм, кондило-базальная длина 58—61,3 мм, ширина скул 35,2—37,6 мм, ширина между верхними краями глазницы 15,6—16,7 мм, длина верхнего ряда зубов 19,1—19,3 мм.

Местные охотники различают три цветных формы хорька: темную, приуроченную к берегам озер, немного посветлее — „речной" хорек, и желтоватого цвета, обитающего в постройках. Насколько такое деление соответствует действительности, мне проверить не удалось.

Встречается обыкновенный хорь повсеместно, за исключением крупных высокоствольных лесов и сфагновых болот. Чаще всего хорь селится близ жилья человека.

Обычно у хорька бывает по 7, редко по 9 детенышей. Местные охотники отмечают, что для своего обитания хорь предпочитает сырые с ржавчиной низины, где норка никогда не селится.

31. Lynx lynx L. (1758) — рысь

Рысь—не частый, но все же довольно обычный зверь для лесов северо-западной части Калининской области. Чаще всего рысь встречается в Осташковском, Пеновском, Селижаровском и Каменском районах, реже—Луковниковском и Ржевском районах.

Рысь предпочитает большие лесные массивы, хотя зимой встречается и в менее крупных насаждениях. Зимой 1933/34 г. мне пришлось неоднократно наблюдать следы рыси в Луковниковском районе. За ночь рысь делает свой „охотничий" обход, проходя путь в среднем около 10 км. Следы на снегу показывают, что на таком расстоянии рысь находит в достаточном количестве пищу—зайца, зарывшегося в снег тетерева или глухаря и т. п. Свою добычу рысь обычно берет не с гона, а подкарауливает ее в засаде. Ее жертвой в большинстве бывает заяц-беляк (Lepus timidus). Больше 10 — 12 метров рысь его никогда не преследует. Обычно рысь прыгает на него сразу и убивает на месте, или же редко настигает зайца на указанном расстоянии. Не останавливается рысь перед нападением и на более крупного зверя, как барсук. В начале зимы на снегу нередко можно видеть лежку рыси в засаде у барсучьих нор. Добывается здесь рысь или случайно на другой охоте при помощи собак и ружья, или же капканами. Последние ставят на старом следу и почти не маскируют их. Бывает, что промысловик найдет остатки зайца, недоеденного рысью, и здесь ставит капкан. Как бы грубо последний поставлен не был, рысь в него попадает. Следов человека рысь не боится и нередко идет по этим следам или по лыжнице на большое расстояние. Стоит отметить поведение рыси под гоном собак. Она как правило никогда сразу не побежит, а обязательно остановится и посмотрит на гоняющихся за нею собак, допустив их до себя на несколько метров. Если собака

одна и слабая, то рысь сама нападает и часто разрывает собаке брюхо. Если собака сильная и рьяно наступает на зверя или попадают несколько собак, то рысь быстро уходит до ближайшего дерева, на котором собаки и облаивают ее до прихода охотника.

Летом рысь весьма осторожна и очень редко попадает на глаза человеку.

32. Gulo gulo L. (1758) — россомаха

Л. Г. Капланов и В. В. Раевский (I, с., 1929) пишут, что им удалось установить заход этого зверя в большие болота к востоку от озера Селигер. Распросными данными мне удалось найти подтверждение этих сведений. По данным Б. У. Федарака (1928) россомаха встречается в больших борах на юге бывшего Бельского уезда Смоленской губернии. По А. Силантьеву (1898) россомаху находили в бывшей Новгородской губернии. По наблюдениям Хлебникова (1880) изредка она встречается в Боровичском уезде. С. И. Огнев (1935) сообщает, что 15 мая 1918 г. старого самца застрелил В. В. Бааровский, стоя на тяге вальдшнепов в бывшем Новоладожском уезде.

IV. Отряд. RODENTIA—ГРЫЗУНЫ

33. Evotomys glareolus subsp — рыжая полевка

Исследовано 68 экземпляров

Характеристика структуры черепа рыжей полевки и ее возрастные изменения прекрасно сделаны рядом авторов: G. S. Miller (l. с., 1912) С. И. Огнев (l. с., 1913), Barret-Hamilton (1914), Hinton (1926) и др. Отмечу только, что размеры и общие черты черепа взрослых особей стабильны в противоположность Microtus, у которых в возрасте senex череп резко увеличивается и изменяет свою скульптуру. Кроме того, укажу на один череп самки, обращающий на себя внимание своими крупными размерами, еще никем не указанными для этого вида. Кондилобазальная длина этого черепа равна 25,6 мм. По Б. С. Виноградову (1933) этот пример обыкновенно меньше 25 мм.

Окраска наших Evotomys glareolus subsp. Подвержена большой индивидуальной изменчивости. Летний мех спинной стороны бывает от рыжевато-бурого до рыже- и красно-коричневых тонов различной насыщенности. На боках окраска серая с палевым и желтоватым налетом. Брюшная сторона аспидно-серого цвета. Зимний мех значительно длиннее, более пышный и характеризуется менее темными ярко-рыжими тонами. Окраска молодых более темная и тусклая.

Сравнение полевок из южной части Ленинградской, Калининской и Московской областей (126 экз.) с материалом из Воронежской области (серия 20 экз. коллекции С. И. Огнева) показало, что воронежские в общем хотя и незначительно, но все же отличны от наших. Они светлее, рыжие тона выражены ярче. В летнем меху воронежские полевки неотличимы от московских полевок, имеющих зимний мех. Следовательно, в подвидовом отношении эти формы нельзя признать за идентичные.

Не имея для сравнения материала из Западной Европы, нельзя только на основании литературных данных определить, к какому подвиду относятся рыжие полевки из центральной части СССР. Как известно, в Западной Европе обитают следующие подвиды; Ev. gl. glareolus, описанный Schreber в 1780 г. с острова Лованд (Дания); Ev.

gl. sueticus Miller, описанный в 1900 г. из Швеции; Ev. gl. istericus Miller, описанный в 1909 г. из Румынии; Ev. gl. reinwaldti Hinton—в 1921 г. из Эстонии и ряд других форм. Краниологические и красочные различия всех этих подвидов, как видно из литературы. довольно незначительны и без непосредственного просмотра и сравнения материала нельзя сделать какие-либо выводы о систематическом взаимоотношении наших Evotomys glareolus subsp. с перечисленными выше подвидами.

Evotomys glareolus subsp.—самая многочисленная полевка в обследованном крае. Встречается она как в крупном высокоствольном лесу, так и в мелких кустарниковых зарослях, на пустошах, по лесосекам и т. п. В сильно заболоченных местах мне эта полевка не встречалась, хотя низин вообще она не избегает. Ее норы я находил под корнями деревьев, под гнилыми пнями и кучами хвороста. В мае я находил в норах большие запасы сережек осины. Живет она, видимо, колониями.

Определенных сроков деторождения у рыжей полевки по моим данным, повидимому, не существует. В течение всего лета и осени я наблюдал молодых самого различного возраста. Количество эмбрионов колеблется от 1 до 6, чаще всего 5—6.

В мае мне попадались полевки в зимнем меху, а в первой половине июня с остатками линьки на боках. Отдельные экземпляры как самцов, так и самок в состоянии самой интенсивной линьки я наблюдал даже в середине июля.

34. Evotomys rutilus volgensis Kaplanovet Rajewski (1928) — верхневолжская красная полевка

Исследовано 34 экземпляра

По окраске эта полевка совершенно не отличима от Evotomys glareolus subsp. Из нашего края, только у последней бо́льшая амплитуда колебаний индивидуальной изменчивости. В окраске летнего меха спинной стороны преобладают красно-коричневые и рыже-коричневые тона. Бока и передняя часть головы серые, с желтоватым налетом. Брюшная сторона стальносерого и светлосерого цвета. Хвост густо волосистый, двуцветный, темно-бурый сверху и более светлый снизу: концевые волоса хвоста образуют кисточку черного цвета.

Окраска Ev. r. volgensis ничем существенным не отличается от таковой Ev. r. rossicus Dukelski за исключением черной кисточки на конце хвоста у первой. Отмечу только, что общий тон окраски Evotomys rutilus volgensis более тусклый, чем у Evotomys rutilus rossicus.

Что касается до краниологических особенностей этой формы красной полевки, то незначительный имеющийся у меня материал, особенно по Ev. r. rossicus не позволяет сделать каких-либо определенных выводов.

Отличается E. r. volgensis от E. r. rossicus следующими признаками.

1. Этот подвид крупнее Ev. r. rossicus. Размер задней ступни равен 17,7—20 мм (M. 18,7); у E. r. rossicus этот промер равен 15,9—16,8 мм. Интересно отметить, что длина задней ступни достигает величины взрослого экземпляра очень рано, еще в возрасте subadultus. Из просмотренных мною 13 экземпляров, достигших половины величины тела взрослых полевок, ни у одного не найдена ступня по длине менее 17 мм.

2. Несколько большей длиной тела с головой, которая равна 95—117 мм, тогда как у E. r. rossicus равна 87,9—95,6 мм (см. таблицу измерений).

Таблицы измерений черепов и тела Evotomys rutilus volgensis Kapl, et Rajewskt.

	№ 164, ♀ 9.XI.1929. Калининская область, Ленинский район, озеро Охват	№278, ♀, 23. XI. 1929 г. Ibidem	№ 228, ♀, 14. XI. 1929 г. Ibidem	№ 305, 26. XI. 1929 г. Ibidem	№ 32, ♀, 23. XI. 1929 г. Ibidem	№ 42, ♀, 27. II. 1933 г. Ibidem	№ 284, ♀, 24. XI. 1933 г. Ibidem	№ 1/298, ♀, 27. XI. 1929 г. Ibidem	№ 1/300, ♂, 27. XI. 1928 г. Ibidem	№ 744, ♂, 13. XI. 1933 г. Ibidem
Длина тела с головой . . .	100	95	91	90	100	100	—	—	—	93
Длина хвоста . . .	32	32	30	28	35	32	—	—	—	32
Длина задней ступни	17,5	18,5	18,0	18,5	19,0	18	—	—	—	18,3
Высота уха	13,0	12,5	12,9	13,0	13,5	14	—	—	—	13,0
Наибольшая длина черепа	23,3	23,4	22,4	23,2	23,4	—	22,0	—	22,9	22,9
Кондило-базальная длина	22,4	22,4	21,7	22,6	22,9	22,4	22,0	22,0	22,6	22,2
Скуловая ширина	—	12,0	12,0	12,3	12,8	12,1	12,4	11,9	12,4	12,3
Межглазничный промежуток . .	3,8	4,1	4,0	4,0	3,9	4,2	4,0	3,9	4,2	4,1
Длина ossa nasalia	6,8	6,4	6,6	6,8	7,1	6,4	6,8	—	6,3	6,5
Длина верхнего ряда malares . .	4,8	5,3	4,8	4,8	4,8	4,8	4,3	5,0	4,5	4,5
Диастема . . .	7,1	6,8	6,8	6,9	7,0	6,8	7,0	6,6	7,3	6,9
Высота черепа . .	9,3	9,0	8,8	9,1	8,8	—	—	9,1	9,5	9,2

3. Как было указано выше, концевые волосы хвоста всегда темно или черно окрашены; у E. r. rossicus хвост окрашен одинаково от начала до конца.

В заключение кратко остановлюсь вообще на диагностических признаках Evotomys rutilus Pall. Как показывает исследование черепов названного вида и Evotomys glareolus Schreb., не всегда можно различить черепа этих видов, так как проводимый многими авторами признак—структура третьего коренного зуба верхней челюсти—не может иметь диагностического значения. По моим материалам Evotomys glareolus часто имеет точно такое же строение указанного зуба, как и E. rutilus, т. е. 3 входящих и 4 выдающихся угла на внутренней стороне. Мне кажется, что только: 1) длина хвоста, составляющая у взрослых особей около $^1/_3$ длины тела с головой; 2) густоволосистый покров хвоста и 3) наличие на конце хвоста длинных волос в форме кисточки — заслуживают внимание как более или менее точные диагностические критерии Evotomys rutilus Pall.

Самым южным и западным пунктами нахождения этого вида в центральной части СССР в настоящее время нужно считать окрестности Ржева и Ленинский район (озеро Охват), Калининской области, так как в граничащих с названными районами Московской и Западной областях, как известно, исследованных рядом зоологов (С. И. Огнев, В. А. Меландер и др.), Evotomys rutilus не найдена.

Мной был добыт экземпляр красной полевки 10 июля 1933 г. в ельнике-черничнике. Л. Г. Капланов и В. В. Раевский наблюдали ее

в еловых лесах: „на берегу лесного заболоченного озера и сыром участке непроходимого леса", а так же в осиновых рощах. Количество зародышей отмечено от четырех до шести.

35. Microtus oeconomus ratticeps Keys. et Blas. (1841)— крысоголовая полевка экономка

Исследовано 68 экземпляров

Особенности структуры черепа этого вида описаны различными исследователями (Blasius, Rörig und Börner, G. S. Miller, С. И. Огнев и др.). Здесь я хочу указать на ряд отклонений в структуре зубов, неотмеченных прежними авторами. Помимо описанных С. И. Огневым (1. с., 1913) изменений третьего коренного зуба верхней челюсти[1], мне на моем материале удалось установить изменчивость количества замкнутых эмалевых петель этого зуба, число которых бывает от 4 до 6. Так же подвержен изменчивости третий нижний коренной зуб — у него варьирует количество выступающих углов от двух до трех.

А. И. Аргиропуло (1931) и Б. С. Виноградов (1. с., 1933) для первого коренного зуба нижней челюсти указывают шесть замкнутых эмалевых пространств. В моей коллекции имеется череп M. oe. ratticeps, у которого на жевательной поверхности указанного зуба имеется не шесть, а семь замкнутых эмалевых пространств. В остальном структура этого зуба ничем не отличается и поэтому он не теряет своего исключительного диагностического значения.

По окраске просмотренная мной серия крысоголовой полевки (68 экз.) довольно однотипна. Окраска летнего меха спины насыщена интенсивными темнобурыми тонами с более или менее выраженным палевым налетом, значительно усиливающимся на боках. Эта окраска слагается из расцветки разнообразных по тону волос; они темные с бурыми окончаниями. Довольно значительная часть остевых волос на спине имеет черные вершины, что придает окраске спины своеобразный мелкокрапчатый вид. На боках, в связи с уменьшением волос с темными вершинами, темнобурый тон несколько слабеет и ближе к границе брюха в нем уже преобладает легкий палевый цвет. Волосы брюха сероватотемные с белыми окончаниями, что создает светловато-свинцовый-серый тон. Хвост двуцветный, темный сверху и светлый снизу.

При сравнении моей серии M. oe. ratticeps с другими подвидами этого грызуна выяснились довольно резко выраженные цветовые различия. Так, M. oe. oeconomus Pall. из Западной Сибири отличается более буровато-рыжеватым тоном окраски спины и боков. M. oe. camtchaticus Poljakov выделяется серо окрашенным мехо боков и рыжей окраской спины. M. oe. schantaricus Ognev по окраске резко отличается от M. oe. ratticeps; у этой формы мягкий интенсивный серовато-палево рыжий цвет меха спины и серовато-палевый на боках. Особняком стоит Туруханская полевка-экономка Microtus oeconomus naumovi Stroganov[2]. Имеющиеся в коллекциях Зоологических музеев Академии наук СССР и Московского университета материалы по этому подвиду с Нижней и Подкаменной Тунгуски, Хатанги и Таймыра, обращают на себя внимание светлосерой окра-

[1] Количество выступающих углов этого зуба колеблется от 3 до 4, причем на внешней стороне четвертый выдающийся угол менее развит, чем остальные.

[2] Место описания этой формы: река Хатанга. См. описание в моей статье „Новые данные по систематике некоторых грызунов". Бюллетень НИИЗ МГУ, вып. 3, 1936 г.

ской спины с чуть заметным слабым палевым оттенком. По окраске они ближе всего к московским Microtus arvalis. Microtus oeconomus naumovi Stroganov, помимо отмеченных выше особенностей окраски, обладает более крупным черепом.

Таким образом, можно отметить известную закономерность: чем восточнее, тем окраска приобретает все менее темный и более рыжий цвет, севернее же эта окраска теряет темные и рыжие тона, приобретая светлый серый оттенок.

Крысоголовая полевка в пределах всего исследованного района обыкновенна, но распространена спорадически. Она исключительно консервативна в выборе стаций, чем, повидимому, и обусловлена спорадичность ее распространения. Стации крысоголовой полевки весьма однообразны и немногочисленны. Характерной особенностью их является приуроченность к сырым заболоченным местам, близость воды. Я наблюдал M. oe. ratticeps в старых сырых лесосеках, заросших кустарником и пересеченных ручьями и речками; по лесным низинным сенокосам; на пустошах и в поймах рек, в прибрежных зарослях ольхи, ивы и черемухи. Осенью крысоголовая полевка предпринимает местами небольшие миграции на поля, расположенные около леса, где ее можно встретить под копнами хлеба.

Нередко я находил гнезда этого вида, построенные довольно небрежно из сухих травинок, прямо на земле на сенокосах и под кучами хворста, под бревнами—в лесосеках, с 5–7 молодыми. Количество эмбрионов доходит до восьми. Судя по приведенным ниже данным, можно считать установленным, что пометов у M. oe. ratticeps бывает не менее четырех в год. Так, 2 июня мной была поймана полевка в возрасте subadultus в состоянии интенсивной линьки (1-й помет); на другой день там же был пойман экземпляр, не достигший еще половины величины взрослой особи и принадлежащий безусловно ко 2-му помету; в конце июня мне попадались полевки с эмбрионами (3-й помет) и, наконец, в сентябре я так же ловил беременных самок (4-й помет).

Видимо этими причинами можно объяснить, что почти в течение всего лета попадаются особи как вылинявшие (с чистой мездрой), так и в состоянии разных степеней линьки. Полевка-экономка жизнедеятельна не только ночью, но и днем, когда она часто попадает в ловушки, и нередко ее можно наблюдать перебегающей, иногда по грязи и лужам воды, из одной норки в другую. Бегает она быстрыми скачками.

36. Microtus agrestis agrestis L. (1761)—полевка темная

Исследовано 15 экземпляров

Череп M. a. agrestis L. по своей структуре в общем не отличается от такового M. oe. ratticeps Keys. et Blas. за исключением следующих особенностей:

1. Как правильно отмечает С. И. Огнев (l. c., 1913), шов между ossa frontalia и parietalia у M. a. agrestis имеет форму ясно очерченного тупого угла, тогда как у M. oe. ratticeps этот шов имеет вид овальной дуги, вершиной направленной назад.

2. Второй коренной зуб верхней челюсти M. a. agrestis, как известно, с тремя выдающимися углами на внутренней стороне, и на жевательной поверхности этого зуба имеется пять замкнутых эмалевых петель.

По размерам черепа названные виды не различаются, что видно из следующих данных. Наибольшая длина черепа M. a. agrestis

равна 23, 7—28,3 мм (*M* 26,1); M. oe. ratticeps 24,4—28,3 мм (*M* 26,4); скуловая ширина черепа: у первой 13,2—15,4 мм (*M* 14,8), а у второй 13,4—15,6 мм (*M* 14,6)[1]. Интересно было бы проверить эти данные на большом материале.

Заднеглазничные выступы по словам С. И. Огнева (1. с., 1913) „заметно выдаются в бока и образуют резко диференцированные углы по сравнению с более срезанными частями тех же костей у M. oe. ratticeps". По моим материалам этого проследить нельзя. Та или иная форма заднеглазничных выступов заметно вариирует, и это нужно отнести к элементам индивидуальной изменчивости, а не видовой диференцировки.

С возрастом череп M. a. agrestis претерпевает очень большие изменения, причем схема возрастной изменчивости аналогична той, которую мы наблюдаем и у других наших представителей рода Microtus Schrank. Имея это в виду, я, основываясь на исследованиях Hinton (1926), Б. С. Виноградова и своих данных, считаю необходимым дать здесь краткую характеристику возрастной изменчивости черепа рода Microtus. Основные черты возрастной изменчивости черепа этого рода заключаются в следующем.

1. У молодых и полувзрослых ossa parietalia, interparietale и задняя часть frontalia значительно вздуты, вследствие чего вышина задней части черепной коробки превосходит переднюю, а также конфигурация черепа их более округлая, чем у старых.

2. Череп взрослых и особенно старых полевок значительно уплощен и резко угловат. У него развиты и заметно выступают: гребни по боковым границам ossa parietalia и interparietale и супраокципитальный гребень.

3. Характерно изменение межглазничного пространства у серых полевок. У молодых оно ровное, с мягко сглаженными боковыми границами. Дальше в зависимости от возраста, межглазничный промежуток последовательно имеет обычно три формы: а) ясно выраженное желобчатое вдавливание по середине; б) гладкую уплощенную, иногда несколько овально закругленную верхнюю поверхность и в) с возрастом получает развитие гребень по середине.

4. У полевок, в возрасте senex, этот гребень получает резкое развитие. Он образуется между лобными костями и совершенно меняет структуру последних. Ossa frontalia как бы стягиваются на середину, образуя crista в области interorbitalia. В задней части лобных костей этот гребень почти под прямом углом расходится на два гребня, которые заканчиваются у передних боковых границ ossa parietalia и таким путем образуют между собой и лобно-теменным швом ромбовидную плоскость.

С. И. Огнев (1. с., 1913) считает, что „хорошим признаком полового диморфизма этих полевок[2] может служить развитие „crista" между ossa frontalia. Названный ученый „находил этот гребень ясно диференцированным исключительно у самцов, но ни у одной самки". По моим данным развитие crista frontalis—признак отнюдь не половой, а возрастной. Его развитие можно проследить в равной степени как у самцов, так и у самок всех наших Microtus.

4. Скуловые дуги более массивны и широко расставлены.

Окраска M. s. agrestis такая же, как и у M. oe ratticeps, но с более резко выраженной возрастной изменчивостью. Молодые первой отличаются от соответственного возраста второй более темным

---

[1]. M. a. agrestis—14 измерений; M. oe. ratticeps—16 измерений.

[2] Речь идет о M. oe. ratticeps Keys. et Blas.

тоном окраски. Молодые, покрытые впервые волосом имеют землисто-бурую (chaeturn—drab, Pl. LVI, Ridgway, 1912) окраску сверху и свинцово-серую (neutral—gray, Pl. LIII)—снизу.

Я имел возможность сравнить моих полевок с M. agrestis subsp. из Башкирии (Зилаирский район, сборы С. В. Кирикова). Оказалось, что полевки из названного района резко отличны от наших. Они более серого цвета с желтоватым налетом. По окраске они неотличимы от Microtus arvalis в зимнем меху из Московской области.

Полевки из бывшей Архангельской губернии немного потемнее башкирских, но значительно серее наших.

По размерам тела и черепа, судя по описанию, приведенному G. S. Miller (I. c.), наша темная полевка идентична с типичной M. a. agrestis L. С мнением С. И. Огнева (1913, 1924), что московские темные полевки (по окраске, размерам и другим признакам тождественные с нашими) „ближе всего стоят к M. a. neglectus Jen и M. a. bailloni de Selys“, нельзя согласиться по следующим соображениям.

1. M. a. neglectus, во-первых: описана Jenyus из Шотландии и трудно предположить, чтобы эта форма имела ареал разорванный и полосу между Шотландией и Восточной Европой населяли бы другие формы этого вида (M. a. agrestis и M. a. bailoni); во-вторых, для самых крупных экземпляров M. a. neglectus Jen. G. S. Miller (l. c) приводит размеры кондильно-базальной длины черепа от 25, до 26,6 мм. У наших же полевок эта длина достигает 27,5 мм, т. е. размера, показанного Miller для M. a. agrestis L.

2. Как видно из составленных Miller синоптических таблиц рода Microtus, окраска спинной стороны M. a. bailoni светлая с хорошо выраженным красновато-коричневым оттенком; наши же полевки, обладают довольно темной окраской. Размеры черепа у M. a. bailoni те же, что и у M. a. neglectus, следовательно, и этот признак не действителен по отношению полевок нашего края.

M. a. agrestis L. принадлежит к довольно редким видам нашей фауны и распространена спорадически. Встречается она, главным образом, на пустошных сенокосах. Л. Г. Капланов и В. В. Раевский (l. c.) отмечают главную стацию этой полевки—сфагновые болота. В коллекциях московского областного краеведческого музея есть экземпляр M. a. agrestis, пойманный названными авторами в сентябре близ Ржева в овсяном поле вместе с M. arvalis Pall.

В течение всего лета и в начале осени мне попадались молодые самки различного возраста. Судя по размерам и времени добычи молодых и беременных самок, можно считать установленным, что у M. a. agrestis бывает не менее 4 пометов в год. Повидимому, родившиеся весной самки быстро достигают половозрелости и осенью этого же года размножаются. Количество детенышей в помете бывает от 5 до 7. Гнезда этой полевки я находил на кочках заболоченных лугов. Они были сделаны из травы и имели шарообразную форму. У еще не прозревших детенышей при вскрытии можно обнаружить полный желудок свернувшегося густого молока, что позволяет им свободно прожить 3—4 дня без матери. То же самое я наблюдал и у детенышей Micromys minutus Pall.

37. Microtus arvalis duplicatus Rörig et Börner (1905)—обыкновенная полевка

Исследовано 30 экземпляров

При исследовании черепа M. a. duplicatus Rörig et Borner, тип строения которого общий для всего рода Microtus, обращает на

себя внимание крайнее разнообразие индивидуальной краниологической изменчивости, основные черты которой заключаются в следующем.

1. Форма ossa nasalia, независимо от возраста, весьма изменчива как по конфигурации, так и по размерам. В одном случае они относительно короткие, расширенные в задней части, в другом—удлиненные, суженные сзади, причем это сужение иногда срезает заднюю сторону границы костей и образует угол. Форма шва между ossa nasalia и frontalia в связи с этим также разнообразна—можно проследить все формы шва от острого и тупого углов, вершиной направленных к переду, до более или менее выгнутой дуги и „прямой" линии.

2. Что касается возвышения (бугра) на границе между ossa nasalia и frontalia, которому некоторые авторы придают диагностическое значение у M. a. rossiae-meridionalis Ogn. и M. a. macrocranius Ogn. (H. M. Дукельская, 1928 и др.), то наличие такового нужно отнести к явлениям индивидуальной изменчивости черепа M. arvalis, не приуроченной к какому-либо определенному ареалу, так как этот бугор можно констатировать у некоторых экземпляров моей коллекции M. a. duplicatus. То же самое относится и foramena palatinum anterior, форма которых у моих экземпляров различна—и в виде продольной щели, и в виде щели, имеющей несколько овальную форму вследствие выгнутости краев.

3. По размерам M. a. duplicatus не отличима от M. a. obscurus Eversm.

Из неотмеченных прежними авторами особенностей возрастной изменчивости следует указать на сильное развитие гребней на os occipitale и большую уплощенность ossa parietalia у старых особей.

Типичная окраска такова: верхняя сторона тела и головы темновато-буро-серая с серовато-палевым или желтовато-серым оттенком. Бокатела и головы несколько светлее. Брюшная сторона стально-серого или свинцовосерого цвета различной интенсивности. Ступни ног светлосерые. Хвост слабо двуцветный: темноватый сверху и светловатосерый снизу.

От описанной типичной формы окраски имеются значительные отклонения как в сторону большего усиления коричнево-палевых тонов, так и преобладания более сероватых оттенков в окраске.

Зимний мех M. a. duplicatus более пышный, значительно длиннее и обладает более нежными серовато-желтоватым и палевым оттенками на спинной стороне и с боков.

В моей коллекции имеется экземпляр этой полевки, добытый в Валдайском районе, близ деревни Яконово 2 сентября 1933 г., отличающийся необычной уклоняющейся окраской. Вот его описание. Спинная сторона светлосероватой окраски с слабым зеленовато-желтоватым тоном и хорошо выраженным блестящим шелковистым отливом. Снизу окраска нормальная, но некоторый блеск замечается и здесь. К сожалению, череп этого экземпляра настолько деформирован, что проследить, есть ли какие-либо кранологические уклонения от типичной формы M. e. duplicatus, не представляется возможным.

Молодые особи M. a. duplicatus отличаются более тусклой окраской.

При сравнении моей серии M. a. duplicatus с M. a. rossiae—meridionalis Ognev из Воронежской области последняя отличается более насыщенными буровато-ржаво-коричневыми тонами как на спине, так и на боках, без сероватых оттенков.

M. a. obscurus Eversm. обладает более темным серо-бурым цветом без серого и палевого оттенков.

Наряду с Evotomys glareolus subsp. обыкновенную полевку можно считать самым распространенным грызуном в нашем крае. Как указывает С. И. Огнев (l. c., 1913), излюбленной стацией этой полевки в бывшей Московской губернии являются речные луга, хотя названный автор встречал ее и „на суходолах, на лесных полянах и опушках, а иногда в большем количестве и среди пахотных полей". По моим наблюдениям в исследованном районе обыкновенная полевка придерживается исключительно полей, а в период уборки хлебов и зимой встречается на гумнах, в ометах соломы и в постройках. На лугах я ее никогда не находил. Как показывают наблюдения, размножается M. a. duplicatus довольно интенсивно. Уже в апреле я находил гнезда с детенышами этой полевки различного возраста, а беременных самок я ловил в течение всего периода—от ранней весны до зимы. Количество детенышей бывает от 10 до 12.

Гнездо этот грызун устраивает не только под землей, но и на поверхности земли, особенно весной, когда все норы ее на пашне бывают залиты водой. Гнездо представляет собой небольшой шар из сухих злаковых растений.

38. Arvicola terrestris terrestris L. (1755)—водяная крыса

Исследовано 60 экземпляров

Водяные крысы моей коллекции по размерам и другим признакам вполне соответствуют диагнозу, данному С. И. Огневым (1933) для A. t. terrestris L., к каковому подвиду я ее и отношу. Стоит отметить, что исследованные мной водяные крысы имеют два ярко выраженных типа окраски меха. Первый тип окраски черный со слабым коричневоржавым налетом; второй тип—землистобурый с интенсивным коричневоржавым налетом. Имеет ли место отмеченная особенность у других подвидов водяной крысы, я не имел возможности проследить.

Распространена водяная крыса повсеместно. Селится она близ водоемов и в болотах; в деревнях, расположенных близ воды; заходит иногда в постройки человека. В Валдайском районе я поймал в давилку типа „Hero" двух крыс в кладовой крестьянской избы. В конце августа попадались беременные самки; количество эмбрионов обычно 5—6. Повидимому, она мечет не менее двух пометов в год.

39. Mus musculus borealis Ognev (1924)—северная домашняя мышь

Исследовано 14 экземпляров

По окраске, размерам и другим пластическим признакам исследованные мной экземпляры домашней мыши ближе всего стоят к M. m. borealis Ognev, хотя по общему тону окраски они несколько темнее. Палеворжавчатого оттенка, столь характерного для M. m. funereus Ognev, нет совершенно; за исключением двух экземпляров. Последние обладают легким палеворыжеватым оттенком, но менее интенсивным, чем у типичных представителей M. m. funereus Ognev.

В коллекции С. И. Огнева мной осмотрено несколько экземпляров Mus musculus из Валдайского района с частичным альби-

низмом. У этих мышек в области головы, шеи и передней части спины расположены крупные белые пятна. Остальная окраска спины и боков нормальная, но с интенсивным палево рыжим оттенком.

Что касается структуры черепа, то незначительное количество имеющегося в моем распоряжении материала не позволяет притти к каким-либо определенным выводам.

Домашняя мышь в нашем крае обыкновенна, хотя во многих поселках в лесных деревнях она отсутствует. Там ее замещают Sylvimus flavicollis Melch. и Microtus arvalis Pall. Эта мышь попадалась мне только в постройках. В лесу и на полях этого грызуна наблюдать мне не приходилось. В зданиях бывшего монастыря Ниловой Пустыни, что на острове озера Селигар близ Осташкова, Mus musculus обитает вместе с черной крысой (Rattus rattus L.). То же самое я наблюдал и в деревне Яконово Валдайского района, где оба названные вида уживаются в одних и тех же крестьянских постройках.

40. Apodemus agrarius septentrionalis Ognev (1924)—северная полевая мышь

Исследован 1 экземпляр

Размеры и окраска позволяют отнести добытый мной экземпляр полевой мыши к северному ее подвиду—Apodemus agrarius septentrionalis Ognev.

Полевая мышь в настоящее время—один из наиболее редких грызунов в этом крае. Мной добыт только один экземпляр в 1932 г. в Луковниковском районе Калининской области Л. Г. Капланов и В. В. Раевский (l. с.) также только один раз встретили этот вид на берегу озера Селигер. Мой экземпляр был добыт на льняном поле при вспашке последнего 1 сентября. Желудок мыши был наполнен льняным семенем. При вскрытии было обнаружено пять уже вполне сформировавшихся эмбрионов.

41. Micromys minutus minutus Pall. (1771)—мышь-малютка

Исследовано 20 экземпляров

Мышь-малютка из обследованного района по окраске и краниологически не отличается от мышей из Московской и Воронежской областей. Мышь-малютка с Северного Кавказа обладает более насыщенным красно-желтым тоном окраски спины и боков. Молодые только немного потемнее взрослых.

Этот грызун мне попадался редко, главным образом во время уборки яровых культур. В конце августа я находил шарообразные гнезда мыши-малютки, помещающиеся на стеблях овса. 30 августа 1933 г. в Валдайском районе я добыл самку, беременную 9 эмбрионами. В это же время я находил в гнездах молодых, еще не прозревших детенышей. Детенышей в выводке бывает 5—6. Часто эту мышку привозят со снопами овса, льна и других культур на гумна.

42. Sylvimus sylvaticus mosquensis Ognev (1913) — средне-русская лесная мышь

Исследован 1 экземпляр

По окраске и пластическим признакам добытый мной экземпляр лесной мыши идентичен с Sylvimus sylvaticus mosquensis Ognev.

Эта лесная мышь в исследованной местности крайне редка. Я встретил ее только один раз в Валдайском районе, Л. Г. Капла-

нов и В. В. Раевский (l. с.) ее совсем не нашли и указывают лесную мышь для правобережья Волги, для бывшей Смоленской губ., где она отмечена обыкновенным видом В. А. Меландером (1915) и Г. Л. Граве (1926).

Лесную мышь я поймал в кусте черной смородины, в старой сырой лесосеке, густо заросшей березой, осиной, разными кустарниками и широколиственными травами.

43. Sylvimus flavicollis cellarius Fischer (1886) — желтогорлая лесная мышь

Исследовано 160 экземпляров

Череп Sylvimus flavicollis cellarius Fischer меньше, чем у Sylvimus flavicollis samaricus Ognev. Скуловые дуги у старых особей поставлены широко; наибольшая ширина их приходится на заднюю часть, тогда как у S. fl. samaricus Ognev скуловые дуги достигают наибольшей ширины в передней части. Следует отметить, что у большинства особей лобно-теменной шов имеет форму прямого или тупого угла, вершиной направленного назад. Однако нередки случаи, когда этот шов имеет форму дуги, как у S. s. fulvipectus Ognev, каковой признак для последней формы, как отмечает П. А. Свириденко (1935), имеет диагностическое значение.

Сличение черепов разных возрастов показало, что у описываемого грызуна общая схема возрастной изменчивости совершенно аналогична таковой у всех других Murinae. Так, череп мыши в возрасте senex отличается большей массивностью, уплощенностью и угловатостью, У него более удлиненный рострум за счет удлинения ossa nasalia и резко выражены супраокципитальный гребень и латеральные границы в области ossa parietalia. Последние у adultus, а особенно у subadultus, почти сглажены. Помимо того, у мышей в возрасте juvenis и subadultus имеется незначительная вдавленность во внутрь скуловых дуг, а также более округлы общие очертания всего черепа.

Что касается полового диморфизма, то каких-либо краниологических различий полов установить не удалось.

Как показывает бывшая в моем распоряжении серия (около 160 экземпляров), желтогорлая лесная мышь обладает хорошо выраженной индивидуальной и возрастной изменчивостью.

Окраска senex, как и других возрастных групп, неоднородна. Все же основной тип окраски таков: верхняя сторона тела этого грызуна яркая ржавчаторыжая, по тону близкая к english red (Pl, II). В общем равномерно окрашенная спина у большинства особей вследствие темнокоричневых окончаний волос получает цвет несколько более насыщенный темными тонами. На боках и на щеках эта окраска теряет темный налет и делается более ржавой. Нижняя сторона животного чисто белая с матовым оттенком.

От этой преобладающей окраски имеются постепенные переходы к окраске adultus, каковая доминирующего коричнево-буроватого цвета, по оттенку близко к brussels — brown (Pl. III) и менее чем у старых насыщена ржавчатокрасными тонами. В группе adultus по моим материалам нет особей с окраской, свойственных senex.

Ржавое пятно, имеющееся на груди, вариирует как по своим размерам, так по форме и интенсивности окраски. У большинста особей это пятно образует более или менее узкую полоску, проходящую поперек груди. У других оно сильно расплывается, главным образом в четырех направлениях — поперек и вдоль груди, — часто заходя на живот и, таким образом, приобретая крестообразную форму различ-

ной величины. Нередки случаи, когда это пятно чуть заметное, продолговатое и достигает 8—10 мм длины и 2—3 мм ширины.

Хвост двуцветный: землистобурый сверху и желтовато-белый снизу.

Интересно, что зимний мех по цвету совершенно неотличим от летнего.

В окраске subadultus преобладают темные бурые тона, доходящие до землистобурых, близких к chaeturn—drab (Pl. XLVI) с рассеянными отдельными палевыми остевыми волосами. Эта окраска весьма интенсивная на спине и постепенно слабеющая на боках, где делается темножелтовато-палевой и на границе с белым животом она значительно светлее, принимая нежный равномерный палевый цвет. При сравнении мышей этого возраста со старыми особями контраст в окраске настолько велик, что сравниваемых особей можно принять за два различных вида.

Окраска juvenis почти не отличается от таковой домашней мыши (Mus musculus L.). Сверху она тусклая мышиносерая (mouse gray, Pl. LI) с некоторым слабо выраженным палевым налетом. Брюхо темное, с сероватым оттенком.

Определить систематическое положение желтогорлой лесной мыши, населяющей северную и западную часть СССР, без сравнения наших сборов с материалами из Западной Европы довольно трудно. Систематика этой мыши разработана плохо и требует серьезного пересмотра достаточного материала из различных мест ее ареала. Это особенно необходимо еще и потому, что, как указано выше, индивидуальные цветовые вариации рассматриваемого вида крайне разнообразны, а это безусловно подавляет или значительно ослабляет географическую изменчивость. Поэтому, не решая здесь спорный и не ясный вопрос, к которому подвиду относится наша северная желтогорлая мышь, я провизорно отношу ее к Sylvimus flavicollis cellarius, описанную Fischer в 1866 г. из под Луги Ленинградской области и признанную Barret-Hamilton (1900) за самостоятельный подвид. К типичной Sylvimus flavicollis flavicollis Melch. отнести ее я воздержался вследствие наличия размывчатого грудного пятна, хотя диагностическое значение этого признака, как показывают просмотренные мной материалы, весьма относительно.

Мне представляется совершенно необоснованным указание В. В. Раевского и Л. Г. Капланова (l. c.) на тожество этой формы желтогорлой мыши с Sylvimus flavicollis wintoni B-H., так как последняя описана Barret-Hamilton (l. c.) из графства Гернфорд Англии и распространена там же. От континентальной формы она отличается, как указывает Miller (l. c.), большим налетом аспидного оттенка на нижних частях тела.

Что касается отношения S. fl. cellarius Fischer к S. fl. samaricus Ognev, то как удалось мне проследить при сравнении моих материалов (серия 40 экз.) с серией S fl. samaricus Ognev (50 экз. из Воронежской области, Северного Кавказа и Башкирии), от последней наша мышь отличается следующими признаками:

1. Как уже указано выше, более мелким черепом в возрасте senex и постановкой скуловых дуг — наибольшая ширина их относится к задней части, тогда как у S. fl. samaricus Ognev, наоборот, к передней части.

2. По окраске наша мышь при сравнении серий соответственного возраста выделяется более насыщенными ржавчаторыжими тонами S. fl. samaricus Ognev свойственна несколько более тусклая окраска Однако нужно отметить, что среди последней редко, но встречаются особи по окраске не отличимые от S. fl. cellarius Fischer.

3. Кроме того, грудное пятно имеет форму узкой полоски поперек груди или же оно крестообразное (у S. fl. cellarius из 40 осмотренных экземпляров у 28 особей), а у S. fl. samarius указанные формы пятна имеются из 50 исследованных экземпляров только у 12 особей, у остальных оно имеет вид овала.

Географическое распространение. Для Ленинградской области Sylvimus flavicollis Melchior впервые была указана Fischer (1966), наблюдавшем ее в окрестностях Луги. В Зоологическом музее Московского государственного университета мной осмотрено несколько экземпляров этой мыши из-под Саблина, собранных в 1925 г. Л. Г. Морозовой. По моим наблюдениям она обычна в Валдайском районе Ленинградской области, а так же в Осташковском и Пеновском районах Калининской области. Л. Г. Капланов и В. В. Раевский наблюдали этого грызуна в Бежецком районе Калининской области и под Ржевом. В моей коллекции имеется несколько экземпляров Sylvimus flavicollis cellarius Fischer из Нелидовского района Калининской области (бывший Бельский уезд Смоленской губернии). По Б. С. Виноградову (l. c., 1933) желтогорлая лесная мышь, помимо отмеченных выше областей, разными исследователями найдена в следующих местах: Подолия, Волынь, бывшие губернии: Черниговская, Киевская, Харьковская, Воронежская, Саратовская, Самарская, Крым и некоторые районы Кавказа. А. П. Кузякин коллектировал эту мышь в 1933 г. под Тулой. А. М. Медведев (1932) приводит ее как обычный вид для бывшей Пензенской губернии. С. В. Кириков (1935) нашел ее в Башкирии, в Заянчуринском районе. С. И. Огнев добыл этот вид в низовьях Белой.

Не найдена желтогорлая мышь в бывших Московской, Костромской, Нижегородской и Рязанской губерниях. По словам В. А. Меландер (1930) на территории средней части бывшей Смоленской губернии (бывшие Смоленский и Ельненский уезды), детально исследованной автором, желтогорлая мышь не найдена, но южнее, в бывшем Рославльском уезде она встречается.

В Западной Европе Sylvimus flavicollis Melchior по Miller (l, c., 1912) и Barret-Hamilton (1916), встречается от Швеции и Финляндии до Пиринеев, Альп и Греции и от Великобритании к Румынии и Прибалтийским странам. Восточная и северная границы неизвестны. Из таблицы измерений, приводимой у Miller, видно, что в Британском музее имеются коллекционные материалы этой мыши из следующих мест: Медельпау — Швеция; Зелландия и Лолланд — Дания; гористая местность от Пиринеев и Альп — Франция; Брунсвик, горы Гарц, Кенигсберг, Саксония, Бавария и Таранд—Германия; Силезия — Польша; Богемия — Австрия; Метельберг и Швац в Тироли; северная Албания; Афины и Корфу — Греция; Гагены и Комана — Румыния.

Как видно из приведенного очерка распространения, ареал Sylvimus flavicollis Melchior в основном совпадает с зоной широколиственного леса. Тем не менее он своеобразен и в нем много неясного. Так, совершенно непонятно, почему ее нет в бывших Рязанской, Московской и в средней части Смоленской губерниях.

Sylvimus flavicollis cellaris Fischer можно считать довольно обыкновенной мышью в нашем крае. Типичные стации ее здесь — опушки чернолесья и старые лесосеки, зарастающие лиственными породами. Попадалась она мне и в заболоченных низинах, в березняке. В высокоствольном лесу я эту мышь не наблюдал. Любопытно, что желтогорлая мышь встречается на полях некоторых лесных деревень. На гумнах, в амбарах и в подпольях она живет вместе с Mus musculus L. и скопляется в большом количестве зимой.

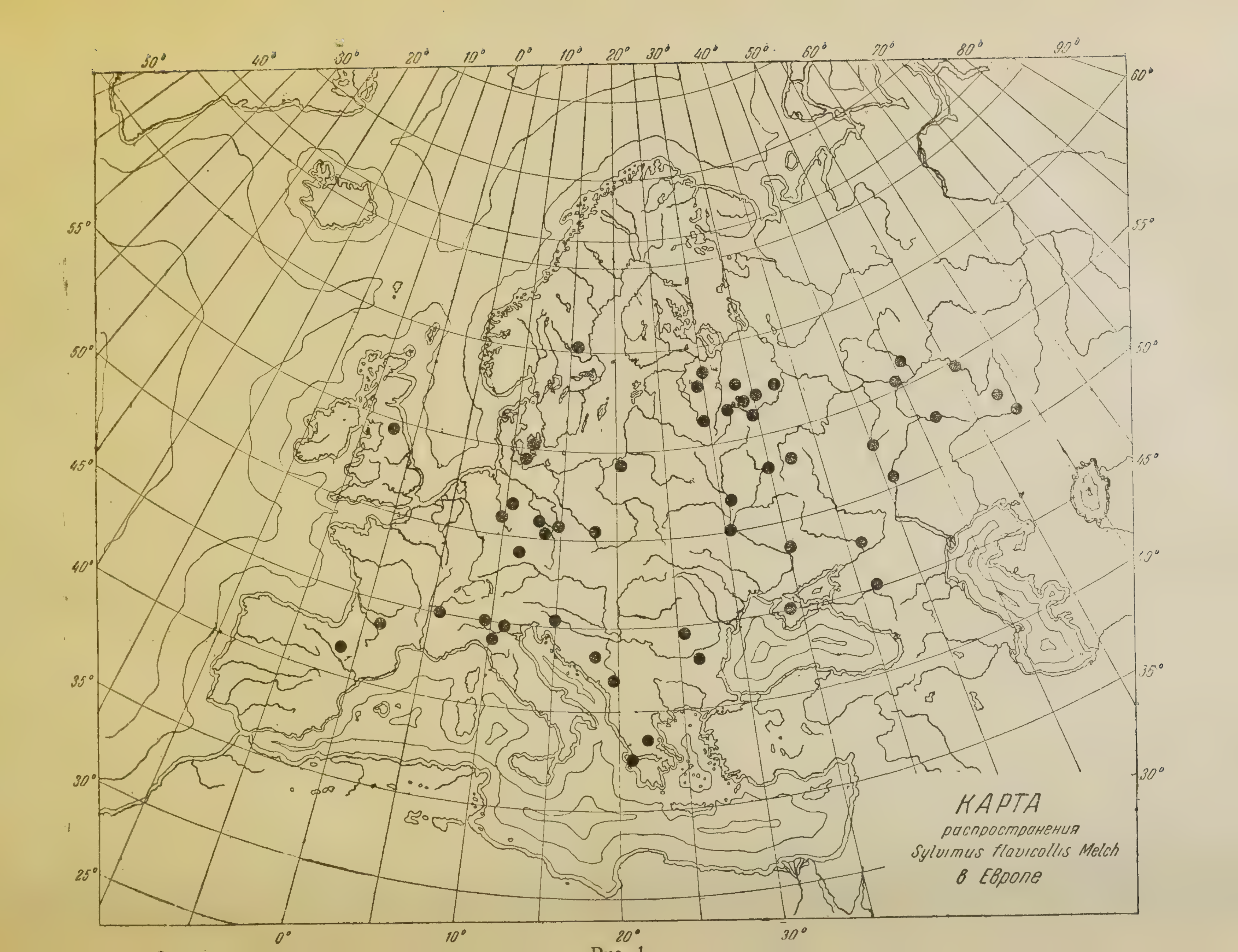

КАРТА
распространения
Sylvimus flavicollis Melch
в Европе

Рис. 1

Свои гнезда желтогорлая лесная мышь устраивает в норах под гнилыми пнями в корнях густого кустарника. Иногда она пользуется кротовыми норами. В одной норе мной была поймана эта мышь, а на второй день у этой же норы попал в ту же ловушку крот. На деревьях мне наблюдать ее не приходилось.

Беременных 5—6 эмбрионами самок я находил в начале июня. В конце этого месяца обычно попадаются самки уже с развитыми млечными железами и оттянутыми сосками, т. е. кормящие. Мыши в возрасте subadultus мной добывались осенью в сентябре, а зимой — в феврале.

44. Rattus norvegicus Erxl (1777)—серая крыса или пасюк

Исследован 1 экземпляр

Пасюк встречается в Ржевском районе, откуда мной осмотрена шкурка и череп этого грызуна, добытого в деревне Мологино.

Севернее в Селижаровском, Осташковском, Валдайском и других исследованных районах пасюка в настоящее время нет.

В Луковниковском районе ни пасюка, ни черной крысы нет совершенно.

45. Rattus rattus rattus L (1758) — черная крыса

Исследование о таксономическом положении Rattus rattus rattus L. и о географическом распространении ее в СССР опубликовано в 1934 г.[1] Кроме того, в последнее время мной совместно с С. И. Огневым[2] опубликованы некоторые новые данные о находках черной крысы в Московской и Калининской областях и в Северном крае, а также описан подвид Rattus rattus ruthenus Ognev et Stroganov. Здесь необходимо указать, что в коллекции С. И. Огнева мной осмотрен экземпляр черной крысы (череп и шкурка), безусловно принадлежащий к R. r. rattus L., добытый в 1932 г. А. Самородовым на Камчатке, куда черная крыса, повидимому, была завезена лишь в самое последнее время.

46. Cricetus cricetus L (1758) — хомяк

Для юго-западной части Калининской области хомяк — характерный иммигрант. Вслед за уничтожением лесов в последнее десятилетие, двигаясь с юга и юга-востока, хомяк начинет заселять обезлесенные пространства Ржевского и Луковниковского районов, откуда еще не успели выбраться из остатков тайги такие представители северных лесов, как медведь, летяга, глухарь и др.

За самый северный пункт распространения хомяка в нашем крае в настоящее время следует считать деревню Шиблино Луковниковского района, куда он проник впервые в 1932 г. Здесь в августе этого года во время уборки урожая было обнаружено около десяти хомяков на ячменном поле.

В Каменском, Селижаровском и других районах Калининской области хомяка в настоящее время нет совершенно.

47. Dyromus nitedula Pall. (1778) — лесная соня

Лесная соня, как указывает А. Бируля (1916), была найдена в бывшем Вышневолоцком уезде Тверской губернии в июле 1907 г. и

---

[1] См. Зоологический журнал, т. XIII, в. 4, 1934 г.
[2] Бюллетень НИИЗ МГУ, в. 3, 1936 г.

экземпляр ее был доставлен в Зоологический музей Академии наук СССР. Мной лесная соня не найдена.

48. Eliomys quercinus superans Ognev et Stroganov (1936)— восточноевропейская садовая соня

Исследовано 9 экземпляров

Исчерпывающее описание черепа и окраски садовой сони мы находим у G. S. Miller (l. с., 1912). Здесь интересно отметить, что с возрастом череп садовой сони, помимо величины, подвергается очень незначительным изменениям и в основном сохраняет свою скульптуру. Только в черепе взрослых и особенно старых особей отчетливее намечены латеральные границы сверху. Возрастная изменчивость садовой сони хорошо выражена в окраске. Молодые особи, еще не достигшие половозрелости, отличаются от взрослых землисто-бурым цветом летнего меха без примеси коричневого тона, являющегося основным в окраске взрослых.

Исследованные мной сони принадлежат к подвиду Eliomys quercinus superans Ogn. et Strog., недавно описанному мной совместно с С. И. Огневым. Отличия нашего подвида от Eliomys guercinus quercinus L. из Германии (место описания типа Линнеем) заключаются в том, что первые заметно крупнее. По Miller (l. с.) и, как это устанавливается непосредственно исследованием материала из Западной Европы, кондило-базальная длина черепа Eliomys guercinus quercinus L. редко достигает 33 мм. Кондило-базальная длина черепа у нашего подвида колеблется от 33,1 до 35,9 мм. По окраске Eliomys quercinus superans Ogn. et Storg. тождественна с Eliomys quercinus quercinus L.

Этот редкий грызун был добыт мной в пойме р. Жукопы (правый приток верхней Волги) в Пеновском районе. Больше нигде в районе моих исследований соня не найдена, но для сопредельных мест она указана. Так, с восточной стороны садовая соня была найдена в Бежецком районе Калининской области (бывшая Тверская губерния) Л. Г. Каплановым и В. В. Раевским. Западнее ее приводит Л. Г. Граве для Нелидовского района (бывший Бельский уезд Смоленской губернии). Б. С. Виноградов (l. с., 1933) указывает эту соню для южных уездов бывшей Ленинградской губернии и для бывшей Новгородской губернии. В коллекциях Зоологического музея Академии наук СССР мной осмотрен экземпляр садовой сони, добытый А. О. Шмидтом в бывшем Крестецком уезде. Вряд ли подлежит сомнению, что садовая соня водится и в других районах исследованного мной края и то, что я не нашел ее там, видимо, случайно. Как указывают Л. Г. Капланов и В. В. Раевский (in litt.), сони попадались им целыми семьями в лесу, насколько удалось заметить, с большим преобладанием ели. Один выводок сони был пойман в молодом ельнике, совершенно лишенном даже травянистого покрова. Я поймал две сони также в еловом лесу с мертвым покровом.

Судя по величине одновременно ловимых молодых зверьков и кормящих самок, можно заключить, что у Eliomys quericinus superans Ognev et Stroganov бывает в год два помета.

49. Sicista betulina Pall. (1778)—мышевка однополосая

Исследовано 8 экземпляров

По окраске изученная мной большая серия Sicista betulina Pall. варииpyeт от охристорыжеватой с серой примесью до серой с

рыжеватым налетом. От затылка к хвосту тянется узкая черная полоса. При сравнении моих мышевок с материалом из других областей ареала этого грызуна я морфологических различий между ними не нашел.

50. Sciurus vulgaris ognevi Migulin (1928) — белка Огнева. Местное название — векша

Исследовано 30 экземпляров

С. И. Огнев (1935) в своем обзоре относит белок центральной половины европейской части нашей страны к подвиду S. v. ognevi Migulin. Изучение бывшего в моем распоряжении материала показало, что наша белка по совокупности признаков ближе всего стоит к названному подвиду. Окраска летнего меха этого грызуна сильно варирует от интенсивиых красно-бурых до охристоржавых тонов. Из 20 экземпляров моей коллекции 17 белок оказались темными бурохвостками и 3 — относятся к типу краснохвостых. Нередки здесь белки полные или частичные альбиносы. Заготовительными органами пушнины ежегодно закупается по нескольку шкурок белок-альбиносов. В моей коллекции имеется зимняя шкурка белки-альбиноса из Осташковского района. В Валдае, в местной охоторганизации, я осмотрел чучело такой же белки, добытой в окрестностях названного города. Один промышленник рассказывал мне, что несколько лет назад в Селижаровском районе он за одну осень добыл 7 белок-альбиносов. В „Охотничьей газете“ (№ 3 за 1928 г.) помещена фотография белки-альбиноса с желтой полоской на спине из-под Полоцка. В ноябре 1928 г. в Опочецком районе Псковского округа добыта белка с белым концом хвоста („Охотничья газета“, № 3, 1929). В общем исследованный район является своеобразным очагом альбинизма белок.

Белка широко распространена повсеместно в хвойных и смешанных лесах, а также в пустошах исследованного края.

51. Pteromys volans ognevi subsp. nov. — западная летяга Огнева. Местные названия: паруша, париха

Исследовано 8 экземпляров

Исследование летяг нашего края с полной очевидностью показало, что западная летяга представляет собой новый подвид, который я описываю здесь под названием Pteromys volans ognevi subsp. nov. в честь проф. С. И. Огнева.

Тип M.4158, ♀, adultus, 10.XII.1933 г., С. У. Строганов leg., озеро Пено Калининской области (истоки реки Волги, бывший Осташковский уезд Тверской губернии). Кроме типа 9 котипов из той же местности и из Велико-Лукского округа той же области (хранятся в коллекциях: Зоологического музея Московского университета, С. И. Огнева и Московского областного краеведческого музея).

Диагноз. Общий тон окраски зимнего меха темно-пепельно-серый с ярко выраженным интенсивным палево-ржавым налетом, достигающим наибольшей насыщенности в области лопаток, шеи и щек. Хвост черно-буро-желтоватый снизу и сверху и желтовато-палево-ржавый по бокам. Размеры: длина тела с головой 160—163 мм, хвоста (без концевых волос) 95—120 мм; ступни задней ноги (без когтей) 34—37 мм. Общая длина черепа 36,7—39 мм; кондило-базальная длина 34,7—36,7 мм; скуловая ширина 23,9—24,5 мм; длина ossa-nasalia 12,4—12,9 мм; длина верхнего ряда зубов 6,6—7,5 мм.

Дополнительное описание. Окраска зимнего меха своеобразна. На общем темно-пепельно-сером фоне спинной части ярко выступает интенсивный палево-ржавый налет, по тону близкий к разреженному avellaneous (PL. XL.). Этот налет наибольшей насыщенности достигает в области лопаток, шеи и щек и значительно ослаблен только в области передних и задних конечностей и по краям летательных перепонок, которые здесь гораздо темнее общего темно-пепельно-серого фона. По наружному краю перепонки окаймлены узкой палево-рыжеватой оторочкой. На концах ушей имеются слабо развитые белесоватые кисточки. Вся брюшная сторона тела светлосерая с легким рыжевато-палевым налетом, усиливающимся на пахах и летательных перепонках.

Основной цвет окраски хвоста интенсивный желтовато-палево-ржавого тона, близкого к avellaneous (PL. XL.) с примесью особенно на боках warm—buff (PL. XV). Дорзальная и вентральная стороны хвоста имеют значительную примесь черного тона, образованного за счет черноокрашенных остевых волос.

Систематические заметки. Описываемый подвид летяги является одним из наиболее диференцированных. Он хорошо отличается от всех других известных форм Pteromys volans характерным насыщенным палево-ржавым тоном темно-пепельно-серого зимнего меха и палево-ржавым черноватым снизу и сверху хвостом.

От смежной по распространению типичной формы Pteromys volans volans L. наш подвид резко отличается следующими признаками: 1) у Pt. v. volans L., как видно из описания С. И. Огнева (1935) и непосредственного просмотра материала, общий тон зимнего меха пепельно-серый с очень легкой палевой примесью и 2) хвост у Pt. v. valans L. по средней линии сверху темносеро-буроватый, а по краям серо-палевый; снизу — интенсивно черно-серый.

Ближе всего по окраске Pteromys volans ognevi subsp. nov. стоит к Pt. v. betulinus Serebr. и к Pt. v. athene Thom., но хорошо отличается от них темно-пепельно-серой окраской зимнего меха с более насыщенной примесью палево-ржавых тонов.

Географическое распространение. Распространение точно не выяснено, вероятно, что описываемый подвид встречается западнее истоков Волги. В коллекциях Зоологического музея Академии наук СССР есть экземпляр летяги описанного подвида, добытый П. Козловым в бывшем Духовщинском уезде Смоленской губернии.

Биологические наблюдения. Биологическим условием, определяющим наличие летяги, служат большие лесные массивы. Ее пребывание приурочено к определенным стациям—старым осиновым насаждениям. По рассказам рабочих на лесозаготовках летяги выскакивают по одиночке и парами из дупла осины уже после того, как дерево свалят на землю. Вообще замечено, что летяга очень неохотно покидает дупло, из которого ее бывает трудно выгнать даже сильным стуком топора по дереву. Для своего обитания летяга занимает дупло, выдолбленное дятлом в осине. При виде человека летяга не затаивается.

52. Lepus europaeus hybridus Desmarest (1822) — русак среднерусский

Исследовано 6 экземпляров

Морфологически заяц-русак подробно описан рядом авторов (Blasius, Middendorf, Hilzheimer, Barret-Hamilton, Lönnberg, Огнев и др.). Отмечу только характерную особенность наших русаков. В пре-

делах обследованного района встречаются две цветные формы русака диференцированных, как мне кажется, экологически. Первая форма—это заяц с желторыжим общим тоном окраски, приуроченной к заболоченным чащам леса. Вторая форма—русак с серовато-седым общим тоном окраски, придерживающийся напольных мест, суходолов. Эту особенность хорошо подметили местные охотники: первого зайца они называют „чащевик", а второй у них известен под названием „полевик" и „огородник". Заслуживает быть отмеченным факт аналогичной приуроченности окраски русака к определенным стациям в окрестностях Рязани. По словам В. П. („Ружейная охота в окрестностях Рязани", Природа и Охота, 1881) „некоторые русаки в окрестностях города всю зиму держатся в травянистом глубоком кочкарнике. Такие экземпляры отличаются особым желтоватым оттенком спины, тогда как остальные русаки имеют более серый оттенок; вероятно на такую окраску имеет влияние местопребывание русака, ибо, повторяю, такой желтоватый оттенок имеют исключительно одни лишь болотные русаки".

Русак принадлежит к наиболее известным видам нашей фауны. Валдайский и Демянский районы издавна славились своим промыслом—ловлей русака сетями.

В бывшем Осташковском уезде, как более лесном, беляка значительно больше, чем русака, в бывшем Ржевском уезде—наоборот.

В нашем крае типичные стации русака—места, где острова мелколесья и кустарников раскинуты по полям и чередуются с ними.

Встречается он и по окраинам больших лесных массивов, граничащих также с полями.

53. Lepus timidus kozhevnikovi Ognev (1922)—заяц-беляк Кожевникова

Исследовано 12 экземпляров

По систематическим признакам заяц-беляк изученных мной районов не отличается от зайцев из бывшей Московской губернии, выделенных С. И. Огневым (1922) в особый подвид Lepus timidus kozhevnikovi Ogn.

Беляк здесь обыкновенен везде. Обитает как в крупных лесах, предпочтительно лиственных и смешанных перед хвойными, так и в перелесках, с густым подседом и частыми кустарниками зарослями, придерживаясь сырых мест, окраин болот и т. п.

В августе 1933 г. мне удалось собрать поедь беляка в Валдайском районе. Поедь была извлечена изо рта убитого зайца и состояла из остатков Deschampsia caespitosa P.-B. Желудок был наполнен пережеванной массой этого растения. Древесных остатков, коры и т. п. в желудке обнаружено не было.

В 1933 г. в июле—августе в Осташковском районе я добывал зайцев, зараженных пузырчатой стадией собачьего солитера (Taenia serrata).

В Валдайском районе больных зайцев не было.

V. ОТРЯД. ARTIODACTYLA—ПАРНОКОПЫТНЫЕ

54. Sus scrofa L (1758)—кабан

Года четыре назад в Пеновском районе был убит кабан, случайно забежавший, вероятно, из Белорусии, где он по данным А. В Федюшина (1929) сохранился в небольшом количестве. По рассказам местных охотников кабан шел полями, закрайками болот, лесов и кус-

тарниками. Как отмечает Г. Л. Граве (1. с., 1933), кабаны нередко заходят во многие места Западной области, иногда поселяются там, но не надолго, так как уничтожаются браконьерами.

55. Alces alces L. (1758)—лось

Лось в нашем районе по данным ряда исследователей (Н. А. Северцев, 1854, Er. Th. Köppen, 1883 и др.) был широко распространен в XIX столетии. Об охотах на лосей в бывших Новгородской и Тверской губерниях имеется ряд сообщений охотников (Никифоров, 1850; Мельтов, 1851—1859; Байков, 1900 и др.). О количестве этого зверя в те годы можно судить по следующим данным. Как сообщает некто Панов („Охотничья газета", 1888), в бывшем Валдайском уезде „уже несколько лет как появились лоси по всему уезду, где только есть большой лес". В одной крупной лесной даче насчитывалось около 70 голов. Местные охотники мне рассказывали, что до войны 1914—1919 гг. в Пеновском и Осташковском районах охотники обкладывали этого зверя нередко стадами по 15—20 голов. В глухих порослях березы и осины, по заболоченным трущобам трудно было ходить на лыжах из-за взрытого лосиными следами снега. Часто находили в лесу сброшенные лосиные рога.

В период империалистической и гражданской войн лось здесь беспощадно уничтожался. Так, за зиму и весну 1917 г. в лесах Ждановского сельсовета Осташковского района лоси были истреблены почти полностью, чему способствовала погода—были хорошие насты, что давало возможность заганивать этого могучего зверя. О размерах истребления можно судить по тому, что крестьянин деревни Яровка Артемий Першин один убил в тот год 17 лосей. По свидетельству старожилов мясо лося тогда продавали по три копейки за фунт.

В послереволюционные годы по данным Н. М. Кулагина (1932) „лоси отмечены живущими в лесах на границе бывшей Тверской и Смоленской губерний". За 1928 г. имеется сообщение о трех лосях, обитающих в заказнике Бологовского союза охотников.

По собранным мной данным лось для описываемого края в настоящее время является очень редким видом, стоящим на грани близкого исчезновения. Данные распространении лося в настоящее время опубликованы мной в 1934 г. [1].

56. Capreolus capreolus L. (1758) — косуля, дикая коза

О косуле в бывшей Тверской губернии имеются указания у Н. В. Туркина (1900). В шестидесятых годах прошлого столетия, — пишет названный автор,—„в Осташковском уезде было очень много косуль, по свидетельству К. Ф. Лоренца, и он их имел оттуда. В настоящее время они встречаются там весьма редко". У этого же автора мы находим сведения Л. П. Сабанеева об обитании косуль в бывшей Новгородской губернии.

По Н. П. Лаврову (1929) „на территории Новгородского и Боровичского округов вид этот удалось сохранить благодаря организованным заказникам; по произведенному в 1926 г. подсчету здесь насчитывали около 240 косуль. Отсюда косуля заходит в Вишневолоцкий и Осташковский уезды Тверской губернии".

В настоящее время по собранным мной данным косуля в обследованном районе распространена спорадически, являясь все же не

---

[1] Строганов С. 1. с., 1934.

очень редким зверем. По материалам охотустройства в Валдайском районе косуля появилась из западных районов в период гражданской войны. Этот район, а также прилегающие к нему Бологовский, Осташковский и далее Селижаровский районы являются характерным местообитанием косули, и она находит здесь благоприятные кормовые и защитные условия. Заросли ольхи, рябины, черемухи, различные кустарники и березняки, часто усеянные лесными полянами, покрытыми высокой травой, огромные лесосеки и большое количество покосов внутри лесных массивов сделали козу оседлой в угодьях перечисленных выше районов.

В Валдайском районе косуля встречается стадами, в 15—20 голов. Здесь она водится в Небылицкой, Дворецкой и Зимогорской лесных дачах. Ее часто встречают там в окрестностях деревень Яконово, Совкино, Батово и Небылицы. В лесах, где зимой производились лесоразработки, по окончании работ лесорубов, козы приходили на делянки и побирали там сено, оставшееся от лошадей лесовозчиков. Обгрызают они кору ели, осины и ольхи. Наблюдают косуль также о верховьях Мологи, Бежецком и Весьегонском районах, встречается также в Калининском районе.

В Бологовском районе местные охотники отмечают васьма большое для нашего времени количество коз. Встречаются стада численностью до 25 голов.

Данные о распространении косули в бывших Осташковском и Ржевском уездах опубликованы мной раньше [1].

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Валдайская возвышенность фаунистически должна быть охарактеризована как переходная полоса между тайгой и подзоной смешанных лесов. Анализируя современную фауну млекопитающих этого края, нужно отметить сложность ее строения и неоднородный характер ее составных элементов. Она состоит как из широтных (главным образом, экологических), так и долготных (главным образом, исторических) фаунистических наслоений, налегающих друг на друга. Поэтому, а также ввиду искусственности в фаунистическом отношении обследованного района фауну его нельзя рассматривать как нечто зоогеографически цельное. В состав исследованной фауны входят следующие фаунистические элементы.

Наиболее обширную группу представляют транспалеаркты и виды, приближающиеся к ним по своему распространению. В эту группу входят: 1.Serex araneus L. 2. Serex minutus L. 3. Neomys fodiens Schreb. 4. Ursus arctos L. 5. Canis lupus L. 6. Vulpes vulpes L. 7. Gulo gulo L. 8. Lynx lynx L. 9. Lutra lutra L. 10. Mustela nivalis L. 11. Mustela erminea L 12. Microtus agrestis L. 13. Microtus oeconomus Pall. 14. Sciurus vulgaris L. 15. Pteromys volans L. 16. Lepus timidus L. 17. Alces alces L.

Кроме того, для исследованной фауны характерно наличие в ее составе элементов восточноазиатского и западноевропейского происхождения (восточные и западные палеаркты).

Из восточных полеарктов, проникших на территорию лесной зоны Восточной Европы, необходимо указать: 1. Evotomys rutilus Pall. 2. Sorex tsherskii Ogn. 3. Sorex macropygmaeus Miller. 4. Sorex tundrensis Merriam [2]. 5. Sorex isodon Turov.

---

[1] Строганов С. l. с., 1934.

[2] Эта форма, повидимому, циркумполярная.

Виды, свойственные Сибири и европейскому северу—Sorex tundrensis Merriam и Sorex isodon Turov,—указываются в обследованном районе впервые. Нахождение здесь этих землероек представляет несомненный зоогеографический интерес. Ближайшими местами находок до последнего времени были известны: для Sorex tundrensis Merriam (=S. ultimus Allen) долина реки Печоры (окр. с. Куя и Пвим-ва), а для Sorex isodon Turov—Баргузинская тайга. Следует указать, что эти землеройки и красная полевка (Evotomys rutilus) распространены также по Архангельскому северу; кроме того, Sorex tundrensis Merriam и Evotomys rutilus Pall. найдены на Кольском полуострове. В нашем крае эти виды находят юго-западную границу распространения в европейской части своих ареалов. Другие „сибирские" виды — Sorex macropygmaeus Miller и Sorex tsherskii Ogn. — приближаются здесь к этим своим границам.

Все указанные представители „сибирской" группы видов в районе моих исследований распространены спорадически и встречаются крайне редко. Лишь дальше к северо-востоку численность их, повидимому, возрастает, т. е. повышается относительная плотность населения в свойственных им стациях. Сказанное можно хорошо проследить в отношении Evotomys rutlius Pall. Эта полевка мной и моими предшественниками была найдена в количестве 4% по отношению к полевкам рода Evotomys (из 100 экземпляров пойманных полевок рода Evotomys 96 падало на Evotomvs glareolus Schreb. и 4—на Evotomys rutilus Pall). В верховьях Ветлуги, по данным А. Н. Формозова (in litter.), количество добытых Evotomys rutilus Pall. возрастает до 31,8% по отношению к полевкам этого рода (Evotomys glareolut Schreb и Evotomys rufocanus Sund) [1].

Не лишено интереса, что все отмеченные в составе изученной фауны восточные палеаркты, за исключением Evotomys rutilus Pall., относятся к роду Sorex. При этом наиболее ярко выступает приведенный выше, в систематической части, факт, что Sorex ultimus Allen идентична с американской Sorex tundrensis Merriam, населяющей Аляску. Весьма вероятно, что дальнейшие исследования в этом направлении выявят и ряд других палеарктических землероек, идентичных с неарктическим. С. И. Огнев (1. с., 1926) отмечает, что колымская Sorex vir G. Allen крайне близка к американской Sorex richardsoni Bachm. В другом месте С. И. Огнев (1933) пишет, что „несмотря на довольно яркие черты отличий замечается близкое родство американских и евразиатских Sorex. Это может быть объяснено двояко: а) конвергенцией двух параллельных ветвей, развивавшихся частью изолированно, но происшедших от общих предков; б) поздним обменом фаун посредством северного соединения восточной Азии и Неарктической области; возможность подобного соединения приурочивает к плейстоцену".

Таким образом, установленная нами идентичность Sorex ultimus Allen с неарктической Sorex tundrensis Merriam говорит за наибольшую вероятность второго предположения. Исходя из этого, можно также заключать, что названная землеройка, а возможно и ряд других представителей рода Sorex, имеют один общий центр возникновения для Палеарктики и Неарктики. В связи с этим стоит напомнить ука-

---

[1] Проценты выведены по данным количественного учета полевок путем отлова. А. Н. Формозов производил учет в Шарьинском районе Горьковского края в течение нескольких лет. Мной проводился учет в районе озера Селигер в 1932 и 1933 гг. Кроме того, мной использованы данные Л. Г. Капланова и В. В. Раевского, относящиеся к этому же району за 1928 г., опубликованные в Zoolog. Anz., Bd. 84, Heft 5/6, 1929.

занную С. И. Огнёвым (l. с., 1933) одну экологическую черту, свойственную землеройкам, именно: „приуроченность этих мелких млекопитающих либо к зонам с влажным климатом либо к речным долинам, болотам, сырому лесу". Аналогичные наблюдения сделаны и американскими зоологами по отношению к большинству форм неарктических землероек.

Вместе с тем в составе фауны зверей Валдайской возвышенности нет свойственных Сибири видов, встречающихся в таежных лесах севера и северо-востока европейской части Союза: Evotomys rufocanus Sund, Myopus schisticolor Lillijeb., Eutamias asiaticus Gmel., Kolonocus sibiricus Pall. и Martes zibellina L. За исключением соболя, все перечисленные виды найдены А. Н. Формозовым на севере Горьковского края, в верховьях Ветлуги.

К западным палеарктам в составе изученной фауны относятся виды, распространение которых в восточном направлении доходит до Урала или ограничивается пределами Западной Сибири. В эту значительную по составу группу входят: 1. Erinaceus europaeus L. 2. Desmana moschatä L. 3. Martes martes L. 4. Lutreola lutreola L. 5. Putorius putorius L. 6. Lepus europaeus Pall.[1] 7. Evotomys glareolus Schreb. 8. Eliomys quercinus L. 9. Dyromys nitedula Pall.[2]. 10. Sylvimus flavicollis Melch. 11. Sylvimus sylvaticus L.[3].

Что касается характера распространения перечисленных выше видов в северо-восточном направлении, то анализ этого явления вносит некоторую ясность в понимание особенностей состава и взаимоотношений фаунистических элементов, населяющих лесную зону восточно-европейской равнины. Некоторые из этих видов (Martes martes L., Lutreola lutreola L., Evotomys glareolus Schreb.) широко распространены во всей лесной зоне европейской части Союза. Северные и южные границы их ареалов являются экотопическими и отчасти биоценотическими, так как распространение их в этих двух направлениях ограничено отсутствием леса как среды обитания. Восточные границы лесной куницы и норки, повидимому, еще не достигли своих окончательных очертаний. Появление лесной куницы за Уральским хребтом было впервые отмечено Л. П. Сабанеевым (1874) и И. Я. Словцовым (1892). В настоящее время по имеющимся в литературе данным (В. Васильев, 1928; В. Виницкий, 1930; И. И. Барабаш-Никифоров, 1931; В. Н. Скалон, 1928 и 1931 и др.) лесная куница на восток от Уральского хребта спорадически распространена до реки Оби.

Норка по данным Л. П. Сабанеева (1874) также постепенно распространяется на восток. Этот автор указывает норку как обыкновенный вид на р. Сосьве и, вероятно, на Лохве. В Павде норка, по словам охотников, прежде была редка и расселилась относительно недавно. В последнее время норка, по данным Б. М. Житкова (1928) и С. И. Огнева (l. с., 1931), встречается в бассейнах Туры, Тобола и заходит за Иртыш.

Что касается восточной границы Evotomys glareolus Schreb., то, как известно, ее распространение в этом направлении граничит с

---

[1] Видовые отличия зайца-русака (Lepus europaeus Pall.) и толая (Lepus tolai Pall.) в настоящее время не вполне ясны и этот вопрос требует специального исследования. Если даже считать этих зайцев принадлежащими к одному виду, все же крупный европейский русак не вызывает сомнений как форма, относящаяся к западным палеарктам.

[2] Dyromys nitedula Pall. на восток идет до Джетысу (Семиречье) (Б. С. Виноградов).

[3] Sylvimus sylvaticus L. распространена на восток до Алтая включительно.

Уралом. Недавно С. В. Кириков (1935), исследуя прерывистое распространение Evotomys glareolus Schreb., пришел к заключению, что семиреченская лесная полевка Evotomys frater Thom. и наше Evotomys glareolus Schreb. принадлежат к одному видовому комплексу и первая является лишь подвидом второй. Если это так, то здесь имеет место случай перерывистого распространения Evotomys glareolus Schreb., совпадающий, повидимому, с разорванными очагами реликтовых третичных лесов Евразии. Примеры подобного разъединения имеют своих аналогов среди других млекопитающих, а также и птиц (Dyromys nitedula Pall., Penthestes palustris и др.).

Вторая группа западных палеарктов, входящих в состав нашей фауны (Sylvimus flavicollis Melch., Eliomys quercinus L. и Dyromys nitedula Pall.), на территории восточно-европейской равнины расселена своеобразно. Северная граница ареалов этих видов, начинаясь от восточного побережья Финского залива, идет на восток к южной оконечности Урала. Самые северные и северо-восточные находки перечисленных видов в настоящее время известны следующие.

Eliomys quercinus L. В Прибалтике до Ревеля включительно; Гдов и Луга Ленинградской обл. (А. А. Бялыницкий-Бируля); верховья Мологи (Л. Г. Капланов и В. В. Раевский); верховья Ветлуги (А. Н. Формозов); среднее течение Керженца (С. П. Наумов); Кокшайская тайга (А. А. Першаков); низовья Белой (С. И. Огнев); Тамьян-Катайский кантон Башкирии (Е. М. Вокуленко); бывший Орский уезд Оренбургской обл. (Ф. И. Симон).

Dyromus nitedula L. Литва, Вышний-Волочок (А. А. Бялыницкий-Бируля); левый берег Волги близ Макарьева Горьковского края (А. П. Кузякин); Малая Кокшага, Татарская АССР (А. А. Першаков); Елабуга (Л. К. Круликовский); Саратовская область, Калмыцкая автономная область (б. Астраханская губ.), Северный Кавказ и Кавказ (А. Н. Формозов 1928).

Очерк распространения Sylvimus flavicollis Melch. дан мной выше, в систематической части. Здесь только отмечу, что северная и северо-восточная граница этого грызуна в основном совпадает с таковой Eliomys quercinus L.

Указанные границы являются историческими, поскольку они обусловлены, как это показано А. Н. Формозовым (l. с., 1928), былым распространением широколиственных лесов, а южные границы этих лесных грызунов обусловлены современными экотопическими условиями, так как ограничиваются южным пределом распространения леса.

Северная граница распространения таких западных палеарктов, как Erinaceus europaeus L., Putorius putorius L. и Lepus europaeus Pall., совпадает в общих чертах с таковой следующих видов, жизнь которых тесно связана с полями и лугами: Apodemus agrarius Pall., Micromys minutus Pall., Microtus arvalis Pall. и Cricetus cricetus L. Эта граница, начинаясь на северной оконечности Ладожского озера, проходит севернее Петрозаводска к Онежскому озеру, откуда через Вологодский север идет на широте озера Кубенское к Чухломским лесам и дальше на восток приблизительно по 59° с. ш. к Уральскому хребту, проходя несколько севернее Кирова и Перми. Она не совпадает ни с какими границами климатических или геоботанических областей.

Продвижение на север всей отмеченной группы видов должно найти свое объяснение в современных экологических факторах, влияние которых в данном случае выяснить довольно легко. Одни из этих видов (Apodemus agrarius Pall., Micromys minutus Pall., Microtus

arvalis Pall., Lepus europaeus Pall.) экологически приурочены, как было указано выше, главным образом к полям и лугам; другие (Erinaceus europaeus L. Putorius putorius L.) избегают сплошных лесных массивов, предпочитая селиться по опушкам и перелескам. Поэтому естественно видеть зависимость расселения их в северном направлении от различной степени сельскохозяйственного освоения лесных пространств. По данным Н. Баранского[1] пашня по отношению ко всей площади удобной земли (в том числе и лесу) составляет: Карельской АССР—1%; в Северо-восточной области (в составе бывших губерний: Архангельской, Северо-Двинской, Вологодской и области Коми)—0, 89%; в бывших губерниях: Ленинградской—13%; Череповецкой—7%; Новгородской 15%; Псковской 33% и Тверской—35%. Как известно, расчистка площадей леса под сельскохозяйственные культуры с годами увеличивается. Соответственно этому прямыми наблюдениями установлено, что указанные выше границы постепенно отодвигаются к северу по мере освоения человеком лесных пространств под площади сельскохозяйственного пользования. О качественных и количественных изменениях в фауне млекопитающих центральной части нашей страны, о продвижении зверей преимущественно в северном направлении, происходящем вследствие уничтожения лесов, высыхания болот и т. п., еще в семидесятых годах прошлого столетия писали М. Богданов (1871) и Л. П. Сабанеев (1874). В последующие за тем годы на этом явлении фиксировали внимание многие другие исследователи, собиравшие новые фактические данные, которые подтверждали факт расширения ареалов многих видов за счет увеличивающейся площади, пригодной для заселения. Для иллюстрации сказанного достаточно привести следующие всем известные примеры. М. Богданов (1873) северную границу распространения русака для своего времени проводил от Финского залива на юго-восток через бывшие губернии: Новгородскую, Тверскую, северную часть Ярославской, Костромскую и Нижегородскую, где „Волга, повидимому, составляет границу русака". В Заволжье русак водился только в бывших уездах: Казакском, Лаишевском, Мамадашском и в южных частях Калмыкского и Елабужского. Продвижение русака под Казань по мнению Э. Эверсманна и М. Богданова произошло в 1820—1830 гг. Дальше на восток по М. Богданову русак шел по Белой до Урала. С. С. Фолитарек (in lit. 1934), исследовавший географическое распространение русака, собрал следующие данные для нашего времени. Современная северная граница ареала русака начинается от Финляндии и южных районов Карельской АССР, по линии, соединяющей северные углы Ладожского и Онежского озер, идет на Вологду, откуда, поднимаясь к северу, подходит к Шенкурску и далее, до слияния Ваш с Северной Двиной; затем опускается в юго-восточном направлении к устью Сухоны и Вятке, откуда идет к Уральскому хребту на параллели Глазова. Восточной границей русака севернее Перми автор считает Каму, откуда она проходит по району горнозаводского Урала, встречается в южном Зауралье и проникает в Казахстан (добывается в Акмолинском районе). К этому очерку нужно добавить, что по данным А. Г. Томилина (in litt.), относящимся к 1933 г., в Коми-Пермяцком округе русак на север доходит до 59° 55, с. ш. В 1935 г. И. Д. Кирис (in litt.) добыл русака в Коношском районе Северного края (61° с. ш.).

Л. П. Сабанеев (l. c.) констатировал, что Putorius putorius L., Microtus arvalis Pall., Apodemus agrarius Pall., Micromys minutus Pall. и

---

[1] Н. Баранский, Экономическая география СССР, 3-е изд., Гиз, 1927.

Erinaceus europaeus L. появились на Богословском Урале недавно, после вырубки части сплошных лесов и распашки их площади под поля. С. В. Лобачев (1930) отмечает постепенное проникновение черного хоря на север в Кировском крае. По данным Н. П. Лаврова (1936) на восток черный хорь распространен до Урала. Шкурки этого хищника в небольшом количестве заготовляют в Янаульском, Бураевском и Бирском районах. Таким образом, все указания о нахождении Putorius putorius L. за Уралом должны быть отнесены к другому виду—Putorius eversmanni Less.

Еж (Erinaceus europaeus centralrossicus Ogn.) доходит на восток до Западной Сибири. В Зауралье,—пишет С. И. Огнев (I. с., 1928),— „среднерусский еж встречается в своем распространении с очень бледной и светлой natio pallidus, столь характерной для болотисто-лесной зоны Тобольской губ. между Тавдой и Кондой“.

Во всех рассмотренных случаях мы сталкиваемся с затруднениями в выяснении причин, которые удовлетворительно объяснили бы продвижение видов на восток. Если для Myoxidae, Sylvimus flavicollis Melch. и Evotomys glareolus Schreb. восточные границы обусловлены историческими причинами, то для Putorius putorius L., Lutreola lutreola L., Erinaceus europaeus L. и некоторых других форм прогрессивная подвижность восточной границы обусловливается, повидимому, современными экологическими факторами, которые сейчас еще не вскрыты вследствие слабой изученности экологии этих видов как современной, так и прошлой.

По мнению А. Миддендорфа норка и колонок—викарирующие виды, так как в Сибири первая заменяется вторым. Однако колонок проник на запад от Уральского хребта почти до Волги, а норка расселяется за пределами Урала, доходя до Иртыша.

Продвижение зверей с юга на север, вероятно, вызывается не только расширением площади, пригодной для расселения вида, но и другими факторами. В цитированной выше работе С. С. Фолитарека показано, что расширение ареала русака есть результат перенаселения видом свойственных ему стаций и происходит скачками, в годы максимальной численности грызуна, после которых движение приостанавливается или даже идет в обратном направлении. Это ставится в связь с тем, что вслед за подъемом волны численности зайца следует падение ее, вызываемое эпизоотиями, захватывающими огромные пространства. Исследованиями этого же автора и С. П. Наумова (in litt.) показано, что интенсивность частоты мора зайцев увеличивается по направлению к северо-западу и ослабевает к юго-востоку. Этим обстоятельством С. С. Фолитарек и объясняет сравнительно медленный темп расселения русака на север и более быстрое продвижение его на восток, по южным приуральским степям [1].

А. Н. Формозов (1935) пишет: „Можно считать, и это подтверждается фактическими данными, что по мере движения от богатого летними осадками северо-запада нашей страны на юго-восток в области континентального климата с сухим летом, слабой облачностью, сильным испарением с поверхности земли, количество эпизоотий, вызываемых глистными паразитами и кокцидиями, должно неуклонно падать“. Это подтверждает произведенный С. С. Фолита-

---

[1] В продвижении на восток русак обошел Уральские горы с юга. Кочевки русака происходят в зимний период, когда лежащий рыхло в лесу снег не выдерживает тяжести русака. Лента многоснежного лесного массива Урала, таким образом, служит препятствием для расселения русака.

реком анализ истории расселения по ареалу в северном и восточном направлении зайца-русака.

Нужно еще добавить, что эпизоотии приобрели значение мощного фактора, влияющего на расселение русака, конечно, только в тесной связи с изменившимися общими ландшафтными условиями страны.

Из всего вышеизложенного следует вывод, что закономерности распространения видов и динамика их ареалов могут быть выяснены в каждом конкретном случае только на основе тщательного изучения всей совокупности условий существования и пластичности форм в аспекте их исторического изменения и развития.

Возвращаясь к характеристике фауны млекопитающих Валдайской возвышенности, мы отмечаем в ее составе западных и восточных палеарктов и преобладание первых над вторыми.

Подвидовой анализ составных элементов изученной фауны лишь подтверждает сделанный вывод. Приводимые ниже списки подвидов, населяющих Валдайскую возвышенность, дают наглядное представление об ее смешанном облике с преобладанием европейского элемента. Если эндемичных видов млекопитающих европейской части СССР, за исключением Desmana moschata L., мы указать не можем, то подвидовых форм, свойственных этой территории, в районе моих исследований насчитывается значительное количество. К эндемичным восточноевропейским подвидам относятся:

Sorex macropygmaeus pleskei Ognev. 2. Sorex tsherskii neglectus Ognev 3. Sorex tundrensis europaeus subsp. nov. 4. Sorex isodon ruthenus subsp. nov. 5. Neomys fodiens leptodactylus Satunin. 6. Erinaceus europaeus centralrossicus Ognev. 7. Martes martes ruthena Ognev. 8. Evotomys rutilus volgensis Kapl. et Rajevsk. 9. Mus musculus borealis Ognev. 10. Apodemus agrarius septentrionalis Ognev. 11. Sylvimus flavicoliis cellarius Fischer. 12. Sylvimus sylaticus mosquensis Ognev. 13. Eliomys quercinus superans Ognev et Stroganov. 14. Microtus oeconomus ratticeps Keys et Blasius. 15. Lepus timidus kozhevnikovi Ognev. 16. Sciurus vulgaris Ognevi Migulin. 17. Pteromys volans ognevi subsp. nov.

Следующая группа форм распространена не только на отдельных территориях восточной, но также и в некоторых районах Западной Европы (в том числе и Скандинавии). 1. Talpa europaea europaea L. 2. Sorex araneus araneus L. 3. Neomys fodiens fodiens Schreb. 4. Myotis dasycneme dasycneme Boie. 5. Nyctalus noctula noctula Schreb 6. Pipistrellus pipistrellus pipistrellus Schreb. 7. Amblyotus nilssoni nilssoni Keys et. Blas. 8. Vespertilio murinus murinus L. 9. Plecotus auritus auritus L. 10. Mustela erminea aestiva Kerr. 11. Putorius putorius putorius L. 12. Microtus agrestis agrestIs L. 13. Microtus arvalis duplicatus Rörig et Borner. 14. Arvicola terrestris terrestris L. 15. Lepus europaeus hybridus Desmarest.

Помимо отмеченного выше преобладания восточно-европейских эндемиков и общности некоторых форм с Западной Европой, характерно для рассматриваемой фауны также полное отсутствие сибирских подвидов. Г. П. Дементьев (1934) в составе авифауны Вологодского севера также отмечает преобладание элементов восточноевропейской фауны над сибирскими.

Отмеченные особенности нашей современной фауны стоят в связи с ее трансформацией и своеобразными условиями заселения восточноевропейской равнины в послеледниковое время. Как западные, так и восточные палеаркты успели подвергнуться дивергенции—дали здесь формы подвидового значения, что свидетельствует о более или менее длительной изоляции тех и других после их расселения.

Вопрос хронологии заселения лесной зоны европейской части Союза представителями современной нам фауны наиболее трудный. Палеонтологических данных, относящихся к этой территории, чрезвычайно мало. Исследуя современное распространение сонь (Myoxidae) и бурундука (Eutamias asiaticus Gmel), А. Н. Формозов показал, что названные грызуны, будучи тесно связаны с лесной растительностью, встретились в своем расселении на тирритории восточно-европейской равнины. Сони, характерные представители фауны широколиственных лесов, вместе с последними пришли вторично на нашу территорию с юго-запада в послетретичное время: они особенно широко были распространены в атлантический период эпохи Анцилова моря с ее бореальным климатом. В позднейшее время изменение климата обусловило победу северо-восточных лесных пород (Larix sibirica, Abies sibirica и др.), а вместе с ними расселился и бурундук, современный ареал которого „точно совпадает с областью, занятой лиственницами (Lärix sibirica и Larix dahurica), а в европейской половине области и с ареалами пихты (Abies sibirica)".

Еще Миддендорф (1869) указывал на связь распространения бурундука с распространением древесных пород тайги. „Мы находим, пишет он, что распространение рассматриваемых нами животных держится почти тех же самых пределов, которые мы нашли для сибирской лиственницы, сибирской ели, пихты и кедра. Между млекопитающими животными полосатый бурундук (Eutamias striatus) является представителем этой группы животных; очевидно, он следовал за вышеупомянутыми древесными породами, с которыми связан его образ жизни". В другом месте Миддендорф говорит о тесной зависимости между бурундуком и сибирской елью и пихтой, зависимостью по его мнению столь же тесной, как та, „которая существует между кедровкой и кедром".

Отмечу, что в европейской части Союза ареал бурундука, помимо совпадения с ареалами пихты и лиственицы, захватывает значительную область, занятую и сибирской елью (Picea obovata).

Одновременное расселение в постплиоценовое время сонь и широколиственного леса на территории нашей равнины, обусловленное, как показал А. Н. Формозов (l. c.), тесной их экологической и исторической сцепленностью, находит себе также подтверждение в отмеченных выше, в систематической части, фактах нахождения садовой сони в массиве елового леса, без широколиственных пород и с мертвым покровом.

Предположение А. Н. Формозова о том, что сони, пришедшие с юго-запада, должны в нашей стране дать расовые отличия, оказалось верным. Недавно описана Eliomys duercinuc superans Ogn. et Strog., населяющая Восточную Европу.

Признав одновременность вторичного появления на пространстве центральных областей европейской части Союза широколиственных лесов и отдельных представителей свойственной им фауны, мы вправе предположить, что в это же время из пределов юго-западной Европы к нам проникли и другие виды, как Sylvimus flavicollis Melch., Sylvimus sylvaticus L. и др.

Относительно времени появления бурундука в Восточной Европе вопрос требует дополнительного изучения. Не исключена возможность что этот грызун появился на нашей равнине уже в историческое время. В литературе есть указания о продвижении бурундука на юго-запад (Л. П. Сабанеев, 1874). Е. Дюбюк (1920) отмечает, что в архивных документах, касающихся описания лесов Костромской губернии, ранее 70-х г. прошлого столетия нигде бурундук не упоминается.

Наконец, А. Н. Формозов говорил мне, что он располагает сведениями, полученными от А. А. Бялыницкого-Бирули, о нахождении бурундука в Финляндии. То обстоятельство, что бурундук, образующий ряд географических форм в европейской части своего ареала, насколько мне известно, в систематическом отношении идентичен с западно-сибирским подвидом, говорит в пользу более позднего появления здесь этого грызуна.

Для полноты характеристики фауны зверей Валдайской возвышенности нужно отметить, что сюда совершенно не доходят виды южные, характеризующие открытые пространства юга Московской и Западной областей: Martes foina Erxl. Putorius eversmanni Lesson., Erinaceus rumanicus B.—H., Crocidura suaveolens Pall., Citellus suslica Güld., Allactaga jaculus Pall. и Cricetulus migratorius Pall. Из летучих мышей не найдены: Nyctalus leisleri Kuhl., встречающаяся в Московской области, и Eptesicus seratinus Schreb., обычная в прибалтийских странах, в Киевской и Московской областях.

Не встречена здесь и Muscardinus avellanarius L., найденная в Московской (С. И. Огнев) и Западной (В. В. Станчинский) областях и в Горьковском крае (А. Н. Формозов).

Анализ исследованной фауны с точки зрения экологии дает следующую картину. Исключая летучих мышей, 44 вида этой фауны можно разделить на различные экологические группы.

1. В экологическом облике фауны млекопитающих Валдайской возвышенности наиболее выражено преобладание элементов, свойственных лесной зоне, которые в свою очередь распадаются на формы широко распространенные, встречающиеся в области всей лесной зоны Европы и отчасти Азии, и формы, населяющие преимущественно широколиственные леса.

К первой группе можно отнести: 1. Talpa europaea L. 2. Sorex araneus L. 3. Sorex isodon Turov. 4. Sorex macropygmaeus Miller. 5. Sorex tsherskii Ogn. 6. Ursus arctos L. 7. Lynx lynx L. 8. Martes martes L. 9. Meles meles L. 10. Gulo culo L. 11. Microtus oeconomus Pall. 12. Microtus agrestis L. 13. Evofomys glareolus Schreb. 14. Evotomys rutilus Pall. 15. Sicista betulina Pall. 16. Sciurus vulgaris L. 17. Pteromys volans L. 18. Lepus timidus L. 19. Alces alces L.

Некоторые из перечисленных форм, как, например, Sorex isoden Turov, Gulo dulo L., Microtus oeconomus Pall., Evotomys rutilus Pall. и др., наиболее характерны для фауны тайги. К этой же группе можно отнести и Sorex tundrensis Merriam, распространение которой захватывает, как известно, широкую область тундр и северные окраины тайги[1].

К формам, обитающим преимущественно в широколиственных лесах, относятся: 1. Sylvimus flavicollis Melch. 2. Sylvimus sylvaticus L. 3. Eliomys quercinus L. 4. Dyromys nitedula Pall. 5. Capreolus capreolus L.

II. Незначительную группу составляют виды, обитающие в различных ландшафтных зонах. Из них можно указать: 1. Canis lupus L. 2. Vulpes vulpes L. 3. Mustela erminea L. 4. Mustela nivalis L.

III. Хорошо обособленную экологическую группу представляют виды, приуроченные к побережьям различных бассейнов, болот и к поймам. В эту группу входят:

---

[1] По данным С. И. Огнева (1935) южная граница этой землеройки в Прибайкалье и Забайкалье значительно опускается. По экземплярам из окрестностей Подунського на р. Ангаре и окрестностей Читы описана Sorex tundrensis middendorfii natio irkutensis Ognev.

1. Desmana mochata L. 2. Neomys fodiens Schred. 3. Arvicola terrestris L. 4. Lutra lutra L. 5. Lutreola lutreola L.

IV. Сравнительно слабо в составе изученной фауны представлены элементы, характеризующие более или менее открытые пространства, перелески, луга, поля и т. п. К этой группе следует отнести: 1. Erinaceus europaeus L. 2. Apodemus agrarius Pall. 3. Micromys minutus Pall. 4. Microtus arvalis Pall. 5. Putorius putorius L.

Сюда же можно включить и формы лесостепи и степи: 1. Lepus europaeus Pall. и 2. Cricetus cricetus L.

V. Наконец, в составе изученной фауны имеется совсем незначительная группа видов, паразитирующих в жилищах человека: 1. Mus musculus L. 2. Rattus rattus L. 3. Rattus norvegicus Erxl.

Как видно из этих списков, преобладающий экологический облик фауны млекопитающих нашего края типично лесной. Виды, составляющие отмеченный лесной комплекс, и представляют коренных обитателей края, будучи основным ядром его фауны. П. П. Сушкин (1925) считал, что наличие в фауне „элементов, противоречащих преобладающему экологическому облику страны и ее фаунуле, может служить указанием или на иную древность нахождения этих уклоняющихся элементов, или на изменения, происходящие в облике страны".

Судя по всем данным, можно притти к положительному выводу, что еще в историческое время Валдайская возвышенность лежала в полосе сплошных лесных массивов, участки которых сохранились лишь в районе озера Селигер. Прежние леса были богаты пушным зверем. Были обычны кабаны, лоси и олени. Еще от начала XVI века сохранилась грамота великого князя Симеона Иоанновича, предписывавшая Присецким селам и деревням „посылать с тех сел и деревень на (княжескую) ловлю, на медведи, на лоси и на олени с сохи по пяти человек"[1]. Очевидно эта охота находилась не так далеко от Присецких сел.

Памятники конца XVII века, т. е. спустя 7 веков от момента славянской колонизации края, говорят нам, что по р. Мологе в то время водились бобры и существовали особые бобровые гоны[2].

Писцовые книги XVI века знают такие сохранившиеся до нашего времени названия сел и деревень, как Вепрец, Лосиха, Оленино, Бобры и т. п.

Качественный состав представителей лесной фауны в историческое время претерпел, повидимому, небольшие изменения. За исключением зубра, бобра, кабана, благородного и северного оленей, мы не можем назвать зверей, исчезнувших из наших лесов. Количественные же изменения в этом лесном комплексе за указанный период произошли довольно значительные. На наших глазах происходит численное уменьшение, в связи с изменившимися внешними условиями, таких зверей, как лось, медведь, россомаха, выдра, рысь и др.

Расселение видов, экологически характеризуемых как обитателей полей и перелесков, повидимому, происходило в историческое время, когда человек в результате своей деятельности создал иные природные условия для исследуемой фауны.

* *
*

Все сказанное выше об особенностях современного распространения млекопитающих в лесной зоне европейской части СССР дает

---

[1] Туманов С., Обзор грамот Коллегии Экономии, вып. 1; Обзор Бежецких и Алатырских актов.

[2] Борзаковский, История Тверского княжества, СПБ, 1876.

возможность притти к некоторым дополнительным соображениям. Лесная зона Восточной Европы неоднократно подвергалась разного рода ботанико-географическим делениям, однако, в силу ее однообразного равнинного ландшафта „подразделения получаются мало характерные, чрезвычайно трудно разграничиваемые. Действительно, применить орографический принцип при разделении невозможно, так как нельзя провести границ по водоразделам, не совпадающим ни с одной климатической линией, ни с одной линией растительности" (Н. А. Буш, 1932). Это положение справедливо в некоторой степени и по отношению к фауне зверей центрально-европейской части Союза. Тем не менее северная и северо-восточная часть, с одной стороны, и юго-западная — с другой, настолько различны фаунистически, что уже это само по себе указывает на зависимость распространения млекопитающих от более сложных условий, чем современные физико-географические.

Северная и северо-восточная часть восточно-европейской равнины характеризуется примесью типичных таежных элементов флоры и фауны. Здесь характерно присутствие сибирских хвойных пород: лиственницы (Larix sibirica), пихты (Abies sibirica), сибирской ели (Picea obovata), а ближе к Уралу и кедра (Pinus sibirica). В этом районе, даже в смешанной переходной полосе к лесам европейского типа, в структуре лесных ассоциаций, хорошо выражен таежный элемент флоры. А. Н. Формозов говорил мне, что по его наблюдениям в верховьях Ветлуги в лесных формациях присутствуют характерные элементы таежного фитокомплекса во всех ярусах: Abies sibirica, по долинам рек Larix sibirica, кустарники и полукустарники: Cornus sibirica, Lonicera coerulea, Rubus humulifolius, Atragene sibirica, а на деревьях первого яруса — лишайник Usnea longissima и ряд других сибирских растений.

Из млекопитающих здесь характерны следующие свойственные Сибири виды:

1. Sorex isodon Turov. 2. Sorex tundrensis Merriam. 3. Evotomys rufocanus Sund. 4. Evotomys rutilus Pall. 5. Myopus schisticolor Lilljeb. 6. Eutamias asiaticus Gmel. 7. Kolonocus sibirica Pall. 8. Martes zibellina L.

Относительно современных границ ареалов перечисленных видов в Восточной Европе мы располагаем следующими данными (см рис. 2).

Eutamias asiaticus Gmel. А. Н. Формозов (l. c.), на основании своих исследований и данных ряда других зоологов, указывает следующие места, где встречается бурундук: верхнее течение Ика, Сакмары и Белой; бывшие губернии: Казанская, Костромская, северо-восточный угол Нижегородской, Вологодская и Архангельская. Западная граница захватывает левый берег Северной Двины, в 200 километрах от Архангельска, а затем на севере идет на восток через низовья Мезени, Печору и Уральский хребет под 64° — 64° 30" с. ш.

Martes zibellina L. Северное распространение соболя на запад от Уральского хребта ограничивается с севера устьем Щугоры; с запада — верховьями Лаги, Илыча, Печоры, Калвы и Вишеры; с юга — широтой Верхотурья [В. П. Белоусов (1915) и С. И. Огнев (1931)]. В прежнее время по данным ряда исследователей [С. И. Огнев (l. c., 1931), П. Б. Юргенсон (1933) и др.] соболь был распространен в европейской части СССР более широко.

Kolonocus sibirica Pall. Крайним северо-западным пунктом нахождения колонка Н. П. Лавров (in litt.) считает, примерно, 62° в. д. и 64° с. ш. по р. Ляпинь. На юго-запад Ф. Ф. Шилингер (1922) отмечает его со слов охотников для бассейна Илыч и верховьев

Печоры. Плесский (1927) сообщает о добыче колонка на севере Кировского края в бывшем Слободском уезде. По сообщению корреспондента Лосиноостровской биостанции Федосова (in litt.) колонок встречается левее верховьев Сысолы, на границе Синегорского района. Н. А. Формозов (in litt.) располагает сведениями о единичных случаях добычи колонка в верховьях Ветлуги (Шаринский район Горьковского края). В Татарской АССР колонок распространен на запад до р. Вятки, захватывая и прилегающие районы Марийской области (Григорьев, 1929). Изредка добывается в Елабужском и Нижне-Челнинском районах. К востоку, а также и в юго-восточных районах республики колонок обитает повсюду.

Что касается Evotomys rufocanus Sund. и Myopus schisticolor Lilljeb, то эти грызуны достигли в своем распространении до Северной Скандинавии, откуда их юго-западная граница проходит через Финляндию на верховья Ветлуги. Полевки, так же как и землеройки, повидимому, обладают большей экологической пластичностью и поэтому, можно полагать, их расселение на западе пошло гораздо дальше, чем соболя и бурундука. Эти животные в распространении на запад имеют аналога из растений в лице сибирской ели Picea obovata, которая в Северной Скандинавии сталкивается с европейской елью (Picea excelsa). Сказанное тем более интересно, что сибирская ель в своем распространении показывает эуритермичность и вообще ее требования в отношении климата имеют широкую амплитуду.

Для орнитологической фауны этого района характерно также наличие в ее составе некоторых видов, свойственных Сибири. К. А. Воробьев (1927) для северной части бывшей Костромской губернии приводит следующую группу „сибирских“ птиц: Guculus optatus, Orospina rustica, Hypocentor aureola, Acanthopneuste viridana и Acanthopneuste borealis.

В юго-западной части нашей равнины отмеченные выше элементы „сибирской“ таежной флоры и фауны отсутствуют. Для этого района характерна значительная примесь к хвойным [европейская ель и лиственница (Larix europea)] широколиственных пород: дуба (Quercus pedunculata), липы (Tilia cordata), клена (Acer platanoides), ясеня (Fraxinus excelsior) и др.

Из млекопитающих здесь характерны следующие представители фауны широколиственных лесов:

1. Eliomys quercinus L. 2. Dyromys nitedula Pall. 3. Muscardinus avellanarius L. 4. Glis glis L. 5. Sylvimus flavicollis Melch. 6. Sylvimus sylvaticus L. 7. Felis silvestris Schreb. 8. Sus scrofa L. 9. Capreolus capreolus L.

В прежнее время здесь, повидимому, был широко распространен и благородный олень (Cervus elaphus L.) (рис. 3).

Граница между намеченными районами тянется в виде более или менее широкой полосы, в пределах которой хорошо выражено налегание ареалов западных и восточных палеарктов. Распространение млекопитающих изучено далеко еще не полно, поэтому приводимые ниже границы должны считаться предварительными. В грубых чертах границу эту можно провести так. Начинаясь от северо-восточного побережья Финского залива, граница эта идет полосой по южному берегу Ладожского озера, откуда спускается по бассейнам Тихвинки и Чагодощи до Устюжны, а отсюда по Мологе и Волге тянется до Горького; здесь она поворачивает на восток и идет несколько севернее г. Иошкар-Ола. Малмыж, по бассейну Белой к южной оконечности Урала.

В первой половине намеченная граница соответствует северному пределу распространения дуба на водоразделах; северным границам:

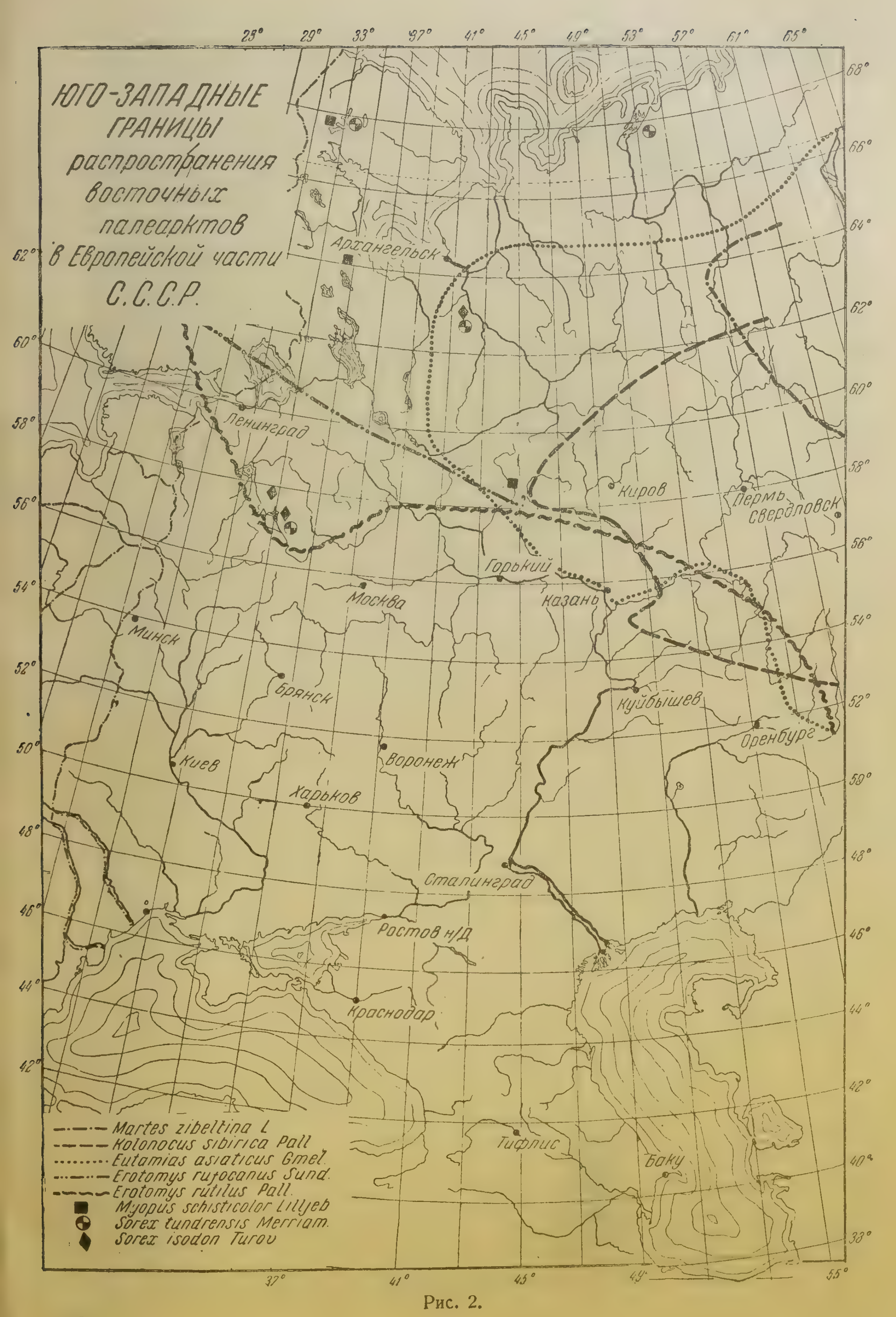

ЮГО-ЗАПАДНЫЕ ГРАНИЦЫ распространения восточных палеарктов в Европейской части С.С.С.Р.
Архангельск
Ленинград
Киров
Пермь
Свердловск
Горький
Казань
Москва
Минск
Брянск
Куйбышев
Оренбург
Киев
Воронеж
Харьков
Сталинград
Ростов н/Д
Краснодар
Тифлис
Баку
Martes zibeltina L.
Kolonocus sibirica Pall.
Eutamias asiaticus Gmel.
Erotomys rufocanus Sund.
Erotomys rutilus Pall.
Myopus schisticolor Lilljeb
Sorex tundrensis Merriam.
Sorex isodon Turov

Рис. 2.

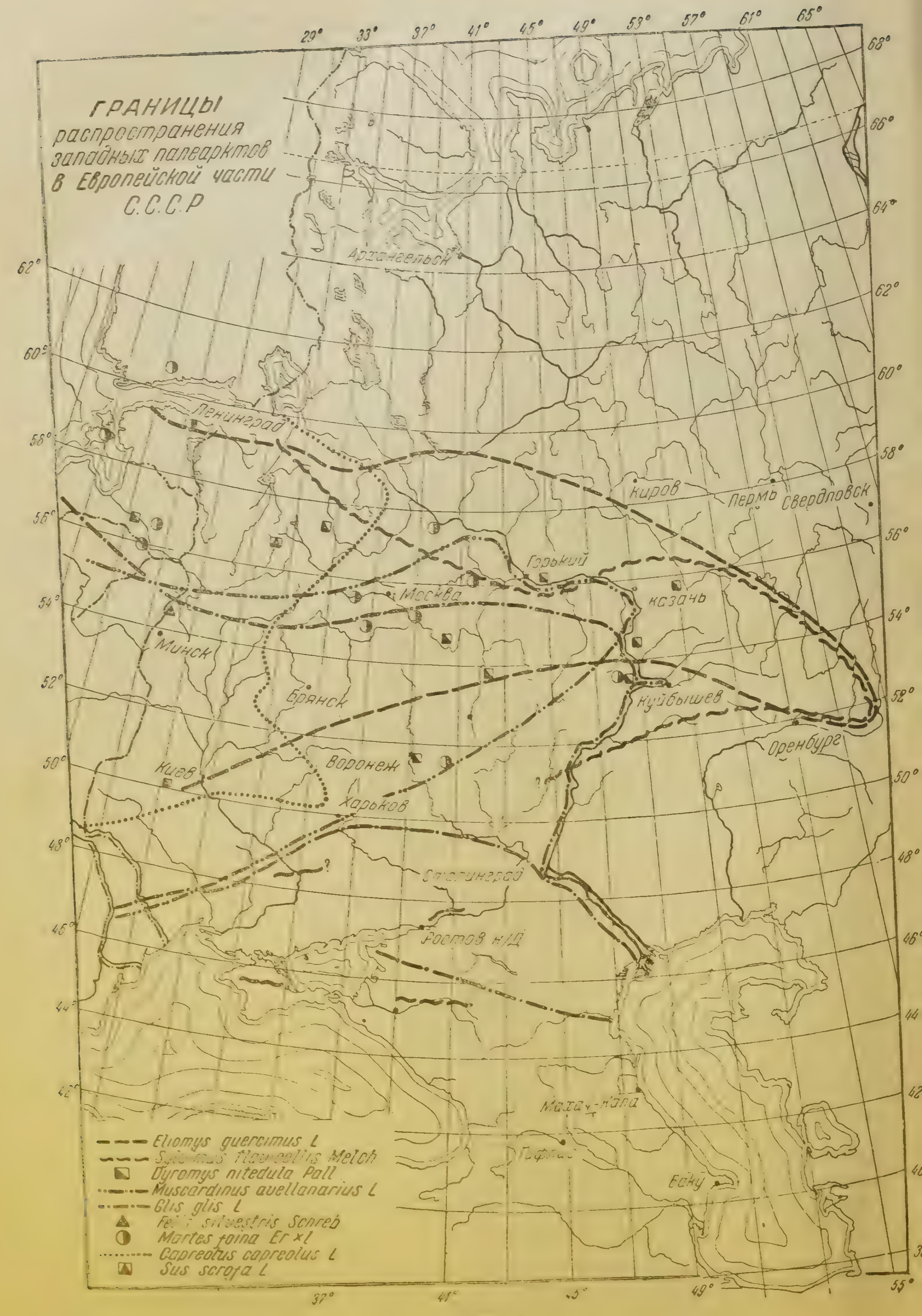

ГРАНИЦЫ
распространения
западных палеарктов
в Европейской части
С.С.С.Р
Архангельск
Ленинград
Киров
Пермь
Свердловск
Горький
Казань
Москва
Минск
Куйбышев
Брянск
Воронеж
Киев
Харьков
Оренбург
Ростов н/Д
Махач-Кала
Баку
Eliomys guercimus L
Melch
Dyromys nitedula Pall
Muscardinus avellanarius L
Glis glis L
Martes foina Er×l
Capreolus capreolus L
Sus scrofa L

Рис. 3.

Sylvimus flavicollis Melch. (на всем протяжении); Capreolus capreolus L. (от Ладожского озера до среднего течения Мологи); Eliomys quercinus L. (до верховьев Мологи) и, повидимому, южной границе ареала Evotomys rufocanus Sund. Вторая половина границы соответствует северным и восточным границам: Sylvimus flavicollis Melch. (на всем протяжении); Dyromys nitedula Pall. (от Горького до устья Вятки); Eliomus quercinus L. (от низовьев Белой до южной оконечности Урала) и южным границам: Eutamias asiaticus Gmel., Evotomys rutilus Pall. Evotomus rufocanus Sund. При этом нужно отметить, что Evotomys rutilus Pall. в верховьях Волги спускается к югу до Ржева, а Eliomys quercinus L. заходит на север, на меридиане Шарьи Горьковского края.

Граница эта в основных чертах совпадает с аналогичными указаниями Л. С. Берга (1931), В. Н. Сукачева (1934) и А. П. Ильинского (1926), основывавшимися, главным образом, на геоботанических и геоморфологических признаках.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аргиропуло А. И., Определитель грызунов Уральской области, Сельколхозгиз, 1931.—2. Барабаш-Никифоров И. И., Организация охотхозяйства в Уватском районе Тобольского севера, Советский Север, № 5, 1931.—3. Barret-Hamilton, A history of British Mammals. London, 1913—1916.—4. Baumgart M., Vergleichende, Untersuchungen über Mus rattus und Mus decumanus etc. Zürich, 1904.—5. Blasius J., Naturgeschich e der Säugethiere Deutschlands. Braunschweig, 1857.—6. Бируля А. А., заметка о лесной соне [Myoxus (Dyromys) nitedula Pall.], найденной в Тверской губернии, и очерк распространения видов семейства сонь в Европейской России. Ежег. Зоологич. музея Академии наук, т. XXII, 1921.—7. Бобринский Н. А., Определитель охотничьих и промысловых зверей СССР, 3-е изд., КОИЗ, 1935.—8. Богданов М., Этюды русской охоты, Журн. охоты и коннозаводства, № 1—4, 1873.—9. Богданов М. Н., Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины средней и нижней Волги, Тр. общ. естеств. Казанск. университета, т. I, 1871.—10. Браунер А., Крысы, водящиеся в Одессе, Зап. Нов. общ. ест., т. XXX, 1905.—11. Вавилов Н. И., Линнеевский вид как система, Сельколхозгиз. 1931.—12. Виноградов Б. С., Млекопитающие СССР. Грызуны. Ленинград, 1933.—13. Виноградов Б. С., Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae, Изв. Петрогр. обл. станц. защ. раст., т. VII, 1922.—14. Виницкий В., Опытное промысловое охотхозяйство на Урале, Охотник, № 7, 1928.—15. Васильев В., Охотничий промысел на Тобольском севере, Уральский охотник, № 23—24, 1928.—16. Herald V., Masse und Gewichte einige Gelbhalsmäuse (Apodemus flavicollis Melch.) von der Insel Usedom. Zeitschr. f. Säuget tierkunde, Bd. 7, 1932.—17. Граве Г. Л., Материалы к познанию природы северо-западной части Бельского уезда Смоленской губернии, Тр. о-ва изучения природы Смоленской губ., т. IV, 1926.—18. Граве Г. Л., Охотничьи промыслы в Западной области, Смоленск, 1933.—19. Дементьев Г. П., Материалы по авифауне Вологодского севера, Бюл. Моск. общ. испыт. природы, т. XLIII (2), 1935.—20. Двигубский Ив., Опыт естественной истории всех животных Российской империи, М., 1829.—21. Динник Н. Я., Звери Кавказа, ч. II. Хищные, Тифлис, 1914.—22. Дукельская Н. М., Опыт обзора фауны млекопитающих Государственного Ильменского заповедника, М., 1928.—23. Dukelsky Natalie M., Zur Kenntnis der Säugetierfauna Westsibiriens. Zoolog. Anz., Bd. 88, H. 1/4, 1930.—24. Дюбюк Евг., Из материалов к истории зверовой охоты в Костромском крае, Буй, 1920.—25. Зарудный Н., Заметки по фауне млекопитающих Оренбургского края, М. 1897.—26. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Млекопитающие Донецкого округа Северокавказского края, Изв. Северокавказского края, № 5, Ростов-на-Дону, 1930.—27. Капланов Л. Г. и Раевский В. В., Материалы к фауне млекопитающих Центрально Промышленной области; Москва, 1928.—28. Капланов Л. Г., Раевский В. В., Отчет о поездке в Тверскую губернию летом 1928 г. зоологической группы комплексной экспедиции Государственного музея Центрально-Промышленной области и Тверского государственного музея, Материалы общ. изуч. Тверского края, вып. 7. Тверь, 1930.—29. Капланов Л. Г., Отчет о поездке в бывш. Осташковский уезд Тверской губернии зимой 1929 г. для зоологических сборов и наблюдений, Материалы общ. изуч. Тверского края, вып. 7, Тверь, 1930.—30. Кириков С. В., О прерывистом распространении Evotomys glareolus Schreb. Бюл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биологии, т. XLIV, 1935.—31. Кириков С. В., Экология фауны позвоночных Предуралья и Зауралья на их южной разграничительной линии, Зоологический журнал, т. XIV, вып. 3, 1935.—32. Köppen Fr., Die Verbreitung des Elentiers im Europäischen Russland, 1883.—

33. Круликовский Л. К., Заметки о млекопитающих южных уездов Вятской губернии, Зап. Уральск. о-ва любит. естеств., т. XXIII, 1902.—34. Кулагин Н. М., Лоси СССР, Ленинград, 1932.—35. Лавров Н. П., Географическое распространение, биология и хозяйственное значение косули в СССР, Тр. по лесн. опытн. делу, вып. VI, 1929.—36. Лавров Н. П., К биологии черного хоря (Putorius putorius L.), Бюл. Моск. общ. испыт. природы, 1936.—37. Лавров Н. П., Колонок (Mustela sibirica Pall.) в СССР и пути ликвидации недопромысла этого вида. Рукопись, 1935.—38. Лобачев С. В., Обзор охотничьих промыслов Вятского края, Тр. по лесн. опытн. делу, вып. VII, 1930.—39. Медведев А. А., Новые данные к фауне птиц и зверей бывшей Пензенской губернии, Бюл. Моск. общ. испыт. природы, т. X I, в. 1—2.—40. Меландер В. А., Опыт систематического каталога млекопитающих Смоленской губ., Тр. О-ва изучения Смоленской губ., в. II, 1915.—41. Меландер В. А., Новые данные для фауны млекопитающих Смоленской губ., Тр. Смоленск. общ. ест. и врачей при Смоленском университете, т. I, 1926.—42. Меландер В. А., Материалы для изучения фауны млекопитающих юго-восточной части БССР, Научн. извест. Смоленского государственного университета, т. VI, в. I, 1930.—43. Мигулин А. А., Обзор грызунов Украины, Захист Рослин, № 3—4, 1928.—44. Miller G. S., Catalogue of the Mammals of Western Europe, London, 1912.—45. Наумов Н. П., Млекопитающие Тунгусского округа, Тр. полярной комиссии, вып. 17, изд. Академии наук СССР, Ленинград, 1934.—46. Огнев С. И., Fauna mosquensis. Опыт описания фауны Московской губернии, т. I, Млекопитающие, М., 1913.—47. Огнев С. И., Грызуны Северного Кавказа., Ростов-на-Дону, 1924.—48. Огнев С. И., Материалы по систематике русских зайцев, Ежег. зоол. музея Академии наук, т. XXIII, 1922.—49. Огнев С. И., Материалы по систематике русских млекопитающих, Биологические известия, т. I, Гиз, 1922.—50. Огнев С. И., и Воробьев К., Фауна позвоночных Воронежской губернии, М., 1924.—51. Огнев С. И., Млекопитающие Самарской губернии и Уральской области, Бюл. Моск. общ. испыт. природы, т. XXXIII, в. 1—2, 1925.—52. Огнев С. И., Млекопитающие северо-восточной Сибири, Владивосток, 1926.—53. Огнев С. И., Звери Восточной Европы и Северной Азии, т. I, 1928, т. II, 1931.—54. Огнев С. И, Материалы по систематике палеарктических землероек, Бюл. НИИЗ МГУ, в. I, Медгиз, 1933.—55. Огнев С. И., Материалы по систематике, морфологии и географическому распространению землероек, Зоолог. журнал, т. XII, в. 4, 1933.—56. Огнев С. И., Обзор летяг (Pteromys), водящихся в СССР, Бюл. Моск. общ. испыт. природы. т. XLIII, в. 3, 1934.—57. Огнев, С. И., Систематический обзор белок, водящихся в СССР, Бюл. НИИЗ МГУ, в. 2, 1935.—58. Огнев С. И., Систематический обзор русских видов рода Sicista, Бюл. НИИЗ МГУ, в. 2, 1935.—59. Ognev S. I., Materialien zur Systematik und Geographie der russischen Wasserratten (Arvicola), Zeitschr. f. Säugetierkunde, Bd. 8, Heft, 3, 1933.—60. Папков В., Физическое обозрение Ржевского уезда, Ржев, 1926.—61. Pallas P., Novae species quedrupedum e glirium ordinae. Erlangae, 1778.—62. Pallas Petro, Zoographia Rosso-Asiatica, 1831.—63. Поляков И. С., Систематический обзор полевок, водящихся в Сибири, Прилож. к т. XXXIX, Записки Академии наук, т. III, 1873.—64. Poppe S. A., Ueber das Vorkommen von Mus alexandrinus Geoffr. in Vegesack. Naturwissenschaftliche Mochenschrift, VIII, Bd., № 46, 1893.—65. Rajewski W. W. und Kaplanöff L. G., Ubersichi der Säugetiere der oberen Wolga. Zoolog. Anz. Bd. 84, H. 5/6, 1929.—66. Сабанеев Л. П., Позвоночные среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях, М., 1874.—67. Сатунин К. А., Новые млекопитающие из Закавказья, Изв. Кавказского музея, т. VIII, в. 1—2, 1914.—68. Сатунин К. А., Позвоночные Московской губернии, в. 1, М., 1895.—69. Симашко Ю., Русская фауна, ч. II. Млекопитающие, СПБ, 1851.—70. Свириденко П. А., Грызуны Северокавказского края и Дагестана, 1933 (рукопись).—71. Северцев Н. А., Лось или сохатый, Вестн. ест. наук, № 19, 1854.—72. Скалон В. Н., Материалы к изучению грызунов севера Сибири, Тр. по защите раст. Сибири, т. I (18), Новосибирск, 1931.—73. Скалон В. Н., Куница в Томском округе, Уральский охотник, № 22, 1928.—74. Словцов И. Я., Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии, Матер. к познанию фауны и флоры Российск. имп. (отд. зоол.), в. 1, М., 1892.—75. Станчинский В. В., Очерк фауны Смоленской губернии, Смоленск, 1924.—76. Станчинский В. В., Фауна. Очерк естественно-исторических условий Смоленской губернии, Смоленск, 1925.—77. Станчинский В. В., Экспедиция по изучению фауны Западной области., Экономическая жизнь, № 6—7, 1925.—78. Строганов С., Заметки по фауне промысловых млекопитающих северо-восточной части Западной области, Ученые записки МГУ, в. 2, 1934.—79. Сушкин П. П., Зоологические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии, и опыт истории современной фауны палеарктической Азии, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, т. XXXIV, 1925.—80. Туркин Н. В. и Сатунин К. А., Звери России, М., 1900.—81. Туров С. С., О фауне позвоночных животных северо-восточного побережья озера Байкал, Докл. Росс. Академии наук, 1924.—82. Федарака Б. У., Вынікі фаўністычнай экскурсіі на поўдзень Бельскага павету Смоленскай губ. Матараялы да вывучэння флёры і фаўны Беларусі, т. 2, Минск, 1928.—83. Федюшин А. В., Динамика и географическое распространение охотничьей фауны БССР, Минск, 1929.—84. Fischer, Mus cellarius. Zoologischer

Garten, VII, 1866.—85. Фолитерек С. С. и Максимов А. А., Географическое распространение и распределение зайца-русака в СССР в связи с задачей аклиматизации его, рукопись.—86. Формозов А. Н., Об орешниковой соне (Muscardinus avellanarius L) в Нижегородской губернии, М., 1925.—87. Формозов А. Н., Об особенностях ареалов русских сонь (Myoxidae) и бурундука (Eutamias asiaticus Gmel.)., Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, т. XXXVII, в. 3—4, 1928.—88. Формозов А. Н., Заметка о лесных полевках (Microtinae) северной части Горьковского края (бывший Ветлужский уезд Костромской губернии), рукопись, 1935.—89. Формозов А. Н., Основные черты фауны позвоночных Нижегородской губернии, Материалы к изучению флоры и фауны Центрально-Промышленной области (сборник), М., 1927.—90. Хлебников, Фаунистические наблюдения в Боровическом уезде Новгородской губернии, Тр. СПБ. общ. естествоиспытателей, т. XI, 1880.—91. Четвериков С. С., О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики, Журн. экспериментальной биологии, т. 2, в. I, 1926.—92. Шарлемань Э. В., Млекопитающие окрестностей Киева, Киев, 1915.—93. Штегман Б. К., О происхождении орнитофауны тайги, Докл. Академии наук СССР, № 13, 1931.—94. Эверсманн Э., Естественная история млекопитающих животных Оренбургского края, Казань, 1850.—95. Эмке А., Осташковский уезд в охотничьем отношении, Наша охота, 1908.—96. Эсаулов В., Список позвоночных животных, водящихся и встречающихся в Торопецком и Холмском уездах Псковской губ, Тр. СПБ. о-ва ест., т. IX, 1878.—97. Юргенсон П. Б., Об особенностях ареалов куниц (род Martes), Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, т. X II, в. I, 1933.—98. Jackson H. T., A taxonomic Review of the American hond-failed Shrews (Genera Sorex and Microsorex). North American Fauna, № 51, Washington 1928.

DIE SÄUGETIERFAUNA DES WALDAIHÜGELLANDES [1]

von S. U. Stroganow

(Zoologisches Institut der Moskauer Staatsuniversität)

Zusammenfassung

Verfasser gibt eine eingehende Uebersicht der Säugetierarten des Waldaihügellandes.

Es wird eine Beschreibung von Pteromys volans ognevi subsp. nov. vom See Peno im Kalininschen Gebiet (im Quellgebiet der Wolga, ehemaliger Ostaschkowsche Kreis des Gouvernements Twer). Das Verbreitungsgebiet dieser neuen Unterart erstreckt sich offenbar auch auf Ostpreussen, Polen und die baltischen Länder.

Auf Grund einer eingehenden Durchsicht eines grossen Materials wird die Aufteilung in Arten und Unterarten präzisiert. Verfasser behandelt ferner die geographische Verbreitung der Säugetiere der Waldzone der Osteuropäischen Ebene.

Zum Schluss werden die zoogeographischen Ergebnisse zusammengefasst und eine ausführliche Analyse der Fauna, sowie eine Uebersicht der Arealveränderungen in Zusammenhang mit Genese der Fauna gegeben.

Die Verbreitung der Säugetiere im europäischen Teil der UdSSR ist durch Karten veranschaulicht.

---

[1] Fortsetzung. Sieh: Zoologitscheskij journal, Band XIII, Heft 4, 1934 und Bd. XV, Heft 1, 1936.

ГЛАВНЕЙШИЕ ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

К ст. Библиографический список научных трудов акад. М. А. Мензбира, помещенной в Зоологическом журнале т. XV, в. 1, 1936 г.

Напечатано	Следует быть
№ 8 б ...8,59—67. О путях и способах...	... 8, 59—67. О путях и способах.
№ 22. Успехи биологии.	(вычеркнуто).
№ 39. ... 109—133	... 109—161.
№ 44 (Отнесено к 1892 г.)	(Относится к 1891 г.).
№ 44а ... 155—181. Орнитологическая география.	... 155—181. Орнитологическая география.
№ 81а (Отнесено к 1910 г.)	(Относится к 1911 г.).
№ 81б (Отнесено к 1910 г.)	(Относится к 1911 г.)
№ 86 ...; ilensis. М., II стр.	...; ilensis. Материалы к познанию фауны и флоры Рос. имп., в. 14, 185—193 (1915).
№ 86. Шнитников В.	Шнитников В. Есть отд. отт., М, II стр., 1915.

СОДЕРЖАНИЕ. 1936. Т. XV. В. 3

INHALT. 1936. B. XV. H. 3

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,
Зоологический музей. Тел. 1-57-21

По вопросам подписки и доставки обращаться по адресу: Москва, Орликов пер., 3
Дом книги БИОМЕДГИЗ

Цена 4 руб.